

Zur Phonotaxis von Laubheuschrecken:
Eine vergleichende verhaltensphysiologische und
neurophysiologisch / neuroanatomische Untersuchung

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften der Fakultät für Biologie
an der Ruhr-Universität Bochum

vorgelegt von
MARTIN HARDT
aus Recklinghausen

Bochum 1988

Digitized by the Internet Archive
in 2026

Zur Phonotaxis von Laubheuschrecken:

Eine vergleichende verhaltensphysiologische und neurophysiologisch / neuroanatomische Untersuchung

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften der Fakultät für Biologie
an der Ruhr-Universität Bochum

vorgelegt von

MARTIN HARDT
aus Recklinghausen

Bochum 1988

Inhaltsübersicht

1.	Einleitung.....	1
2.	Material und Methoden.....	6
2.1.	Versuchstiere.....	6
2.2.	Lautaufnahme, -speicherung und -analyse.....	7
2.3.	Verhaltensversuche.....	8
2.3.1.	Versuchsaufbau.....	8
2.3.2.	Versuchsdurchführung.....	11
2.3.2.1.	Zum Einfluß von Reizdauer, -intensität und -frequenz auf die Auslösung von Phonotaxis.....	12
2.3.2.2.	Zur Genauigkeit von Phonotaxis.....	13
2.3.3.	Auswertung.....	14
2.4.	Neurophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen.....	16
2.4.1.	Zur Messung peripherer Richtcharakteristiken....	16
2.4.2.	Physiologische und anatomische Untersuchungen an Rezeptoren und Interneuronen.....	18
2.4.3.	Zur simultanen Registrierung bilateraler zentralnervöser Erregungsprozesse.....	19
2.4.4.	Versuchsaufbau.....	21
2.4.5.	Reizprogramm.....	22
2.5.	Definitionen.....	22
3.	Ergebnisse.....	24
3.1.	Verhaltensuntersuchungen.....	24
3.1.1.	Signale und Grundschemata der akustischen Kommunikation.....	24
3.1.2.	Zur Bedeutung von Dauer und Frequenzgehalt der Signale für die Phonotaxis.....	28
3.1.2.1.	Zur Bedeutung der Signaldauer.....	28

3.1.2.2.	Zur Bedeutung des Frequenzgehaltes der Signale.....	33
3.1.3.	Zum phonotaktischen Orientierungsverhalten.....	36
3.1.4.	Zur Genauigkeit der phonotaktischen Orientierung.....	44
3.2.	Neurophysiologische / neuroanatomische Untersuchungen.....	54
3.2.1.	Zur peripheren Frequenzanalyse: Physiologische und anatomische Untersuchungen an tympanalen Rezeptoren.....	54
3.2.2.	Zur peripheren Richtcharakteristik und zur Richtungs-codierung durch tympanale Rezeptoren...	65
3.2.3.	Anatomische und physiologische Untersuchungen zur Frequenz- und Richtungsanalyse auditorischer Interneurone.....	81
3.3.	Zum direkten Vergleich zwischen der Genauigkeit phonotaktischer Orientierung und den Codierungsleistungen eines zentralnervösen auditorischen Neuronenpaares.....	93
4.	Diskussion.....	102
4.1.	Kommunikationsschema, Zeitstruktur der Signale und Erkennungsprozess.....	102
4.2.	Zur Bedeutung des Frequenzgehaltes der Signale und der Frequenzanalyse für die Phonotaxis.....	105
4.2.1.	Frequenzanalyse und Erkennungsprozess.....	105
4.2.2.	Physiologische und anatomische Grundlagen der Frequenzanalyse.....	107
4.3.	Akustische Orientierung und Richtungsanalyse...	112

4.3.1.	Lokalisationsgenauigkeit und Orientierungs- verhalten.....	112
4.3.2.	Periphere Grundlagen des Richtungshörens.....	116
4.3.3.	Physiologische und anatomische Bedingungen des Richtungshörens.....	118
4.3.4.	Bilaterale Richtungs-codierung und Händigkeit...	121
5.	Zusammenfassung.....	125
6.	Literaturverzeichnis.....	129

1. Einleitung

Unter den Insekten zeigen insbesondere die Orthopteren eine zum Teil hoch entwickelte akustische Kommunikation. Einige Arten haben bis zu fünf unterschiedliche Gesänge entwickelt, denen jeweils eine besondere Bedeutung zukommt, wie z.B. beim Lock-, Werbe- und Rivalengesang der Grillen (Alexander, 1962; Dumortier, 1963; Huber, 1980). Die Lockgesänge spielen eine wichtige Rolle für die Bildung von Männchen-Aggregationen und für die Regelung der Populationsdichte; insbesondere aber dienen sie zur akustischen Anlockung des Geschlechtspartners (Helversen, 1979). Dieser muß den Sänger anhand seines akustischen Signals zunächst als Artgenossen erkennen, ihn lokalisieren und sich ihm phonotaktisch annähern.

Das akustische Erkennen des Artgenossen durch den Empfänger entspricht dem klassischen ethologischen Konzept des angeborenen Auslösemechanismus (AAM; s. Helversen, 1979). Die hierzu vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß die Auslösung von Phonotaxis insbesondere an die Übereinstimmung der zeitlichen Struktur der Reize mit der Amplitudenmodulation der artspezifischen Signale gebunden ist (Pollack & Hoy, 1979; Helversen & Helversen, 1981; Thorson et al., 1982; Doherty, 1985; Huber & Thorson, 1985). Obwohl auch der Frequenzgehalt der Signale bei den verschiedenen Arten variiert, wurde ihm vielfach keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung für die Arterkennung zugemessen (Pumphrey & Rawdon-Smith, 1939; Haskell, 1961; Dumortier, 1963). Die Funktion der insbesondere bei Grillen und Laubheuschrecken ausgeprägten Frequenzdifferenzierung der tympanalen Rezeptoren wurde lediglich in einer auf Resonanzmechanismen be-

ruhenden Empfindlichkeitssteigerung gesehen (Rheinlaender, 1975). Demgegenüber berichten neuere Untersuchungen von einer komplexen Frequenzabhängigkeit des phonotaktischen Verhaltens von Grillen und Laubheuschrecken (Latimer & Lewis, 1986; Latimer & Sippel, 1987; s. auch Morris et al., 1975; Elsner & Popov, 1978). Angesichts dessen stellt sich die Frage nach einer vergleichenden Untersuchung der Frequenzabhängigkeit der Phonotaxis sowie nach den jeweiligen Bedingungen der peripheren und zentralnervösen Frequenzverarbeitung von Arten, deren Signale unterschiedliche Frequenzspektren aufweisen.

Ebenso wie das Erkennen der Laute des Artgenossen ist auch die Lokalisation des Senders durch den Empfänger eine wichtige Aufgabe, die spezifischen Anforderungen unterliegt. Zur akustischen Orientierung von Orthopteren liegt eine Reihe von Verhaltensuntersuchungen vor, die überwiegend an Grillen durchgeführt wurden - für Feldheuschrecken und Laubheuschrecken liegt jeweils nur eine einschlägige Arbeit vor (Rheinlaender, 1984; Bailey & Stephen, 1984). Die Verschiedenartigkeit der methodischen Ansätze und damit verbunden die Verschiedenartigkeit der Ergebnisse hat zu der Kontroverse geführt, ob diese Tiere ein winkelspezifisches Orientierungsverhalten zeigen (Winkelerkennung) oder nur eine Lateralisation, d.h. eine Rechts-Links-Unterscheidung durchführen (Murphey & Zaretsky, 1972; Bailey & Thomson, 1977; Oldfield, 1980; Rheinlaender & Blätgen, 1982; Rheinlaender, 1984; Latimer & Lewis, 1986).

Diese Frage ist bisher nicht befriedigend gelöst, da konvergente verhaltensphysiologische und neurophysiologische Untersuchungen bisher weitgehend fehlen. Somit ist bisher offen,

ob bei den Orthopteren auf den Ebenen der peripheren und zentralnervösen Richtungsverarbeitung die Voraussetzung für eine Winkelerkennung gegeben ist (bezügl. erster entsprechender Untersuchungen s. Rheinlaender, 1984).

Aus den bisher vorliegenden biophysikalischen und neurophysiologischen Arbeiten zum Richtungshören von Orthopteren geht hervor, daß die Bedingungen der peripheren und zentralnervösen Richtungsverarbeitung weitgehend von den verschiedenen Parametern der akustischen Signale - Intensität, Frequenz und Zeitstruktur - abhängen. (Autrum et al., 1961; Rheinlaender, 1975; Miller, 1977; Hill & Oldfield, 1981; Lewis, 1983). Da der Zeitstruktur und - zumindest wohl bei einigen Arten - auch der Frequenz der Signale gleichzeitig eine wichtige Funktion für den Erkennungsprozess zukommt, deutet sich hier eine Verknüpfung von Bedingungen der Arterkennung und des Richtungshörens an. Unter diesem Gesichtspunkt stellt sich die Frage nach einer vergleichenden Betrachtung des Richtungshörens sowie der hiermit verknüpften und zugrunde liegenden Verarbeitungsmechanismen an Tieren, deren AAM auf unterschiedliche Signale abgestimmt ist. Eine solche Untersuchung könnte spezifische Anpassungen aufzeigen und gleichzeitig generelle, verallgemeinerungsfähige Aspekte hervorheben.

Dies beschreibt die Zielrichtung der vorliegenden Arbeit. In ihr wird das phonotaktische Verhalten der beiden Laubheuschreckenarten Leptophyes punctatissima (Phaneroptera-ridae) und Tettigonia cantans (Tettigoniidae) quantitativ vergleichend untersucht. Diese Arten unterscheiden sich hinsichtlich der Zeitstruktur und des Frequenzgehaltes ihrer Signale sehr wesentlich voneinander. Darüber hinaus zeigen sie unterschiedliche akustische Interaktionsschemata zwi-



schen Männchen und Weibchen. Bei Leptophyes punctatissima kommunizieren sie im Rahmen eines Wechselgesanges; sie bilden gewissermaßen ein Duett, wobei der Takt durch das Männchen vorgegeben wird, und die Zeit zwischen dem Beginn des Männchensignals und der Antwort des Weibchens artspezifisch ist (Hartley & Robinson, 1976; Robinson et al., 1986). Bei Tettigonia cantans hingegen singt nur das Männchen, während das stumme Weibchen phonotaktisch auf den Sänger zuläuft (Latimer & Schatral, 1983). Aus diesen Unterschieden ergeben sich sowohl für den AAM als auch für das Richtungshören von Leptophyes und Tettigonia jeweils besondere, zum Teil sogar gegensätzliche Anforderungen. Unter diesem Gesichtspunkt werden das phonotaktische Verhalten beider Arten und dessen neuroanatomische und -physiologische Voraussetzungen miteinander verglichen.

Im ersten verhaltensphysiologischen Abschnitt dieser Arbeit werden zunächst die akustischen Interaktionsschemata und die Signale beider Arten detailliert beschrieben. Dem schließt sich die Untersuchung der Bedeutung des Frequenzgehaltes und der Dauer der Laute für den jeweiligen AAM an.

In einem weiteren Schritt werden dann das phonotaktische Orientierungsverhalten und schließlich die Genauigkeit der Phonotaxis beider Arten quantitativ untersucht. Das besondere Interesse richtet sich dabei auf die Frage, welche artspezifischen Unterschiede sich bezüglich des Orientierungsverhaltens und der Orientierungsgenauigkeit finden, und darauf, ob die Tiere winkelspezifisch lokalisieren oder nur eine Rechts-Links-Unterscheidung zeigen.

Im zweiten Teil dieser Arbeit werden dann die neuroanatomischen Bedingungen sowie die neurophysiologischen Mechanis-

men der Frequenzanalyse und des Richtungshörens auf der Ebene des thorakalen Bauchmarks untersucht. Dabei wird innerhalb einer jeden Art nach den Grundlagen der im ersten Teil dieser Arbeit dargestellten Verhaltensleistungen gefragt. Darüber hinaus bietet hier der direkte interspezifische Vergleich den Kontrast zur Verdeutlichung und Erklärung der Funktion artlicher Besonderheiten des jeweiligen auditorischen Systems und zu ihrer Unterscheidung von generellen Eigenschaften der Laubheuschrecken.

Abschließend werden hier erstmals - exemplarisch an einer Art - die im Verhaltensexperiment gezeigten Orientierungsleistungen einzelner Individuen direkt und quantitativ mit den zugrunde liegenden zentralnervösen Codierungsleistungen verglichen.

Ziel dieser Arbeit ist somit eine vergleichende, konvergente Betrachtung der jeweiligen Verhaltensleistungen und der zugrunde liegenden physiologischen und anatomischen Bedingungen von Laubheuschrecken.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchstiere

Die Laubheuschrecken Leptophyes punctatissima und Tettigonia cantans unterscheiden sich auffällig in drei äußeren Eigenschaften:

Während es sich bei Leptophyes mit einer Körperlänge von 10 - 17 mm um eine sehr kleine Art handelt, gehört Tettigonia zu den größeren Orthopterenarten Europas (Körperlänge 30 - 35 mm).

Besonders augenfällig ist bei Leptophyes die Form der Flügel; diese sind extrem reduziert - entsprechend sind die Tiere flugunfähig. Bei Tettigonia hingegen sind sie wohl entwickelt und reichen bis zum Ende des Abdomens.

Wie bei allen Laubheuschrecken befinden sich bei den hier untersuchten Arten die Gehörorgane in den Tibien der Vorderbeine. Während jedoch die Trommelfelle von Leptophyes offen liegen, sind sie bei Tettigonia durch schlitzartig geöffnete Chitinstrukturen verdeckt. Bei beiden Species erreicht der Schall die Trommelfelle allerdings nicht nur direkt von außen, sondern auch von innen über eine hörrohrförmige Trachee, die sich im ersten Thorakalsegment nach außen öffnet (vergl. Lewis, 1974; Nocke, 1975).

Die Versuchstiere wurden überwiegend als Larven in den Monaten Juni bis Juli in Bochum und Beckum (Nordrhein-Westfalen) sowie in Öschingen (Baden- Württemberg) gefangen; zum Teil entstammten sie auch einer Zucht der Universität Nottingham (United Kingdom).

Nach der letzten Häutung wurden Männchen und Weibchen voneinander isoliert und bei ca. 20° C, ca. 60 % Luftfeuchtigkeit und 12 h Hell-Dunkel-Rhythmus gehalten.

In den Verhaltensversuchen wurde bei Leptophyes die Phonotaxis der Männchen, bei Tettigonia die der Weibchen untersucht.

Zirka zwei Wochen nach der letzten Häutung wurden die Tiere zum ersten Mal auf ihre Verhaltensbereitschaft getestet und von da ab einzeln gehalten.

Für die neurophysiologischen und neuroanatomischen Experimente wurden jeweils sowohl Männchen als auch Weibchen im Alter von drei bis acht Wochen nach der letzten Häutung verwendet. Bezüglich der Anatomie und Physiologie der Hörbahn beider Arten wurden keine geschlechtsspezifischen Unterschiede gefunden.

2.2. Lautaufnahme, -speicherung und -analyse

Die akustischen Signale der Tiere wurden bei 20 - 25° C mit Hilfe eines 1/4"-Mikrophons (B & K, Typ 4135) und eines Mikrophonverstärkers (B & K, Typ 2608) über ein Tonbandgerät (Racal store, 4 DS) auf Magnetband gespeichert.

Zur Analyse des Frequenzgehaltes und zur Generierung von Reizlauten verschiedener Dauer sowie unterschiedlichen Frequenzgehaltes (vergl. Dörrscheidt & Rheinlaender, 1980) wurden sie anschließend über einen 8-Bit A/D-Wandler in den Speicher eines Kleinrechners (Duett 16) überspielt.

Zur Bestimmung der Lautstärke wurden Messmikrophon und Messverstärker durch ein Pistonphon (B & K, Typ 4220) kalibriert. Die Intensitätswerte sind angegeben in dB re 2×10^{-5} N/m² (dB SPL).

2.3. Verhaltensversuche

2.3.1. Versuchsaufbau

Ziel der Verhaltensexperimente war es, das Orientierungsverhalten der Tiere quantitativ und unter definierten Bedingungen zu untersuchen. Um dies zu gewährleisten, wurde ein Versuchsaufbau entwickelt, der es gestattete, die Intensität sowie die spektrale Komposition des Testlautes gegenüber dem sich frei bewegenden Versuchstier konstant zu halten.

Kernstück dieses Versuchsaufbaus war ein Laufkompensator (s. Abb. 1), durch den die Vorwärtsbewegung des jeweiligen Versuchstieres in Richtung einer Schallquelle kompensiert werden konnten. Er bestand aus einem Laufband (Lauffläche: 50 x 60 cm), das seinerseits auf einem seitlich verschiebbaren Rollwagen gelagert war.

Mit Hilfe dieses Systems wurde der Lauf des auf dem Band platzierten Tieres durch den Versuchsleiter derart kompensiert, daß dieses immer innerhalb eines definierten Fokusbereiches (10 x 10 cm) einer ca. 150 cm oberhalb montierten Videokamera (s. u.) verblieb.

Die akustische Reizung erfolgte über einen Lautsprecher (s. u.), der in 100 cm Entfernung zum Mittelpunkt der Lauffläche starr mit dem Rollwagen verbunden war. Diese Anordnung erlaubte dem Versuchstier eine seitliche Abweichung von der Nulllinie des Lautsprechers von maximal 16° .

Durch die Kompensation seines Laufes (s. o.) verblieb das Tier ständig in einem Entfernungsbereich von 95 - 109 cm zur Schallquelle. Unter diesen Bedingungen konnten die in den Versuchen verwendeten effektiven Reizintensitäten mit einer Genauigkeit von 3 dB kalibriert werden (5 - 60 kHz).

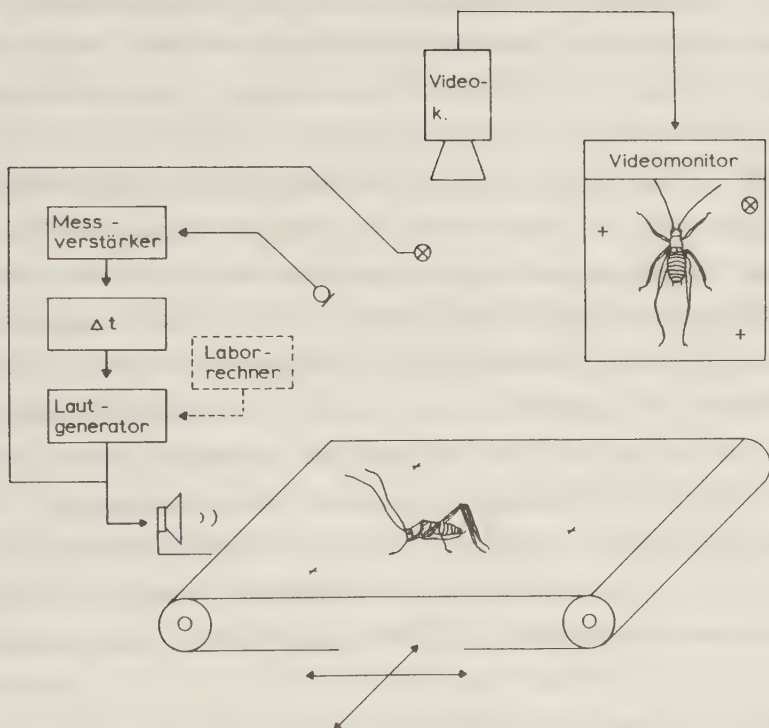


Abb. 1: Versuchsaufbau für Verhaltensversuche (nähere Erläuterungen im Text).

Zur Absorption von Störgeräuschen und Echos war der Versuchsaufbau seitlich von schallschluckenden Dämmmatten (Hellhake, Typ S 25 SV) umschlossen, die gleichzeitig den Versuchsleiter vom Versuchstier trennten.

In den Versuchen mit Leptophyes wurde der spontan auftretende Gesang des Männchens über ein Mikrophon und einen Messverstärker (siehe oben) aufgenommen. Dieser steuerte seinerseits über ein Verzögerungsglied (Tekelec airtronic, TE 09) einen Lautgenerator (Burchard II) an. Somit konnte, angepasst an das artspezifische Interaktionschema, dem Männchen die synthetisch erzeugte Weibchenantwort mit fest eingestellter Verzögerungszeit (35. - 50 ms) zurückgespielt werden (vergl. Kapitel 3.1.1.). Bedingt durch die im Versuchsaufbau ermöglichten relativen Positionsveränderungen des Tieres gegenüber dem Lautsprecher und dem Mikrophon konnte diese Verzögerungszeit um maximal 0.9 ms schwanken.

Die Reize wurden entweder über ein Bändchenlautsprecher (EAS-10TH-400A, linear von 3 - 50 kHz), oder über einen Kondensatorlautsprecher (AKG, Typ CK 50/1; Übertragungsbereich 30 - 100 kHz) abgestrahlt.

Für die Weibchen von Tettigonia wurden die modifizierten Stridulationssignale der Männchen von einem Laborrechner (s. o.) an den Lautgenerator ausgegeben und über den Bändchenlautsprecher abgestrahlt.

Bei beiden Arten wurde der Zeitpunkt des Reizbeginns als Signal einer Leuchtdiode in den Strahlengang der Videokamera eingeblendet, sodaß bei der späteren Auswertung eine genaue zeitliche Beziehung zwischen dem einzelnen Schallreiz und der jeweiligen Verhaltensreaktion hergestellt werden konnte.

Zur genauen Bestimmung der räumlichen Position der Tiere war auf das Laufband ein rechteckiges Raster (Kantenlänge: 5 x 5 cm) aufgezeichnet.

Unter diesen Gegebenheiten wurde das Verhalten der Tiere auf dem Laufkompensator mittels Videokamera (JVC, GS 4600 E mit Restlichtverstärker) über einen Monitor beobachtet und mit Hilfe eines Recorders (JVC, HR 2200 E) auf Videoband aufgezeichnet.

2.3.2. Versuchsdurchführung

Zu Beginn eines Experiments wurden die Tiere zur Eingewöhnung zunächst 2 - 5 min ohne akustische Reizung auf dem Laufband belassen. Während dieser Eingewöhnungsphase wurde das "un-orientierte" Laufverhalten der Tiere aufgezeichnet. Danach wurde mit der akustischen Reizung begonnen.

Bei Leptophyes mußte solange gewartet werden, bis das Männchen durch seinen spontanen Gesang (der als Trigger für den Reiz diente) Verhaltensbereitschaft zeigte.

Das Laufverhalten der Tiere wurde als phonotaktisch bewertet, wenn sie

1. deutlich reizbezogene Orientierungsbewegungen (Wende-reaktionen) zeigten, und
2. innerhalb von 3 min eine Laufdistanz von 1 m in Richtung auf den Lautsprecher überwandten.

Anhand dieser Kriterien konnte die Verhaltensschwelle des jeweiligen Versuchstieres durch Abschwächung bzw. Erhöhung der Lautstärke des Signals mit einer Genauigkeit von 5 - 10 dB bestimmt werden.

Sobald die Tiere sich dem seitlichen Rand des Laufbandes auf mehr als 5 cm näherten, wurde der Versuch unterbrochen, um eine taktile Orientierung am Rand des Laufbandes auszuschließen.

Um eine überlagernde visuelle Orientierung möglichst weitgehend auszuschließen, wurden die Versuche bei extrem gedämpftem Rotlicht durchgeführt.

In Anpassung an den vorgegebenen Hell-Dunkel-Rhythmus der Tiere fanden die Versuche grundsätzlich während der Dunkelphase statt. Die Temperatur im Versuchsaufbau lag bei 20° - 25° C. Jedes Tier wurde lediglich einmal pro Tag getestet.

2.3.2.1. Zum Einfluß von Reizdauer, -intensität und -frequenz auf die Auslösung von Phonotaxis

Um den Einfluß der Reizdauer, der Intensität und des Frequenzgehaltes der Signale auf die Auslösung von Phonotaxis zu untersuchen, wurden den Versuchstieren verschiedene Reizlaute geboten. Dabei wurde bei einer Reizintensität von 60 - 65 dB SPL zunächst eine Reizkonfiguration getestet, die dem jeweiligen artspezifischen Signal am nächsten kommt. Zeigte das Versuchstier phonotaktisches Verhalten, so wurden Reizdauer, Reizintensität und der Frequenzgehalt der Signale variiert, um den Arbeitsbereich des AAMs bezüglich dieser Parameter zu ermitteln.

Für Leptophyes lag die Frequenz der verwendeten Sinuslaute zwischen 10 und 60 kHz, die Lautstärke zwischen 40 und 80 dB SPL und die Reizdauer zwischen 0,5 und 20 ms. Die Wiederholungsrate wurde hier durch die Gesangsaktivität der Tiere selbst vorgegeben, sie lag zwischen 11 und 30/min (vergl. Kapitel 3.1.3.).

Für Tettigonia dienten Stridulationssignale verschiedener spektraler Komposition und "natürlicher" Zeitstruktur als Reize. Variiert wurden hier Reizintensität (40 - 80 dB SPL) und Reizdauer (150 - 5000 ms). Die Pause zwischen den Reizen betrug 2 s.

Um "Hysteresis" auszuschließen, wurden die Parameter zufällig variiert. Nur solche Versuchsserien wurden ausgewertet, in denen das Versuchstier in einem abschließenden Kontrolltest unter der anfänglich getesteten und "effektiven" Reizkonfiguration wiederum phonotaktisches Verhalten zeigte.

2.3.2.2. Zur Genauigkeit von Phonotaxis

Die Genauigkeit der Phonotaxis eines jeden Tieres wurde bei zwei verschiedenen Lautstärken untersucht: Bei einer schwelennahen und einer mittleren Intensität (60 und 80 dB SPL). In ca. 50 % der Fälle wurde zunächst mit der niedrigeren Intensität begonnen, bei den anderen Tieren dagegen mit der höheren Lautstärke.

Die Tests dauerten jeweils 5 bis maximal 10 min.

Am Ende eines solchen Versuchs wurde, wie zu Beginn, das Verhalten des Tieres ohne Reizung beobachtet; alle Tiere zeigten ein orientierungsloses, kreisendes Laufmuster.

Nur solche phonotaktischen Läufe wurden schließlich ausgewertet, bei denen die Tiere auf erneute akustische Reizung nach den oben angegebenen Kriterien wiederum phonotaktisch reagierten.

2.3.3. Auswertung

Die Versuche wurden mit Hilfe eines für Standbildanalysen besonders ausgerüsteten Videorecorders (Blaupunkt, RTV-317) im Einzelbildverfahren ausgewertet. Die höchste zeitliche Auflösung betrug dabei 40 ms. Die relative Position und Ausrichtung des Tieres zum Lautsprecher wurden anhand des über das Laufband gelegten Rasters (s. o.) und mit Hilfe einer selbstentwickelten, an den Videomonitor angepassten, Messapparatur mit einer Genauigkeit von $\pm 2^\circ$ bestimmt.

Bei der Auswertung wurde zwischen den einzelnen reflexartigen Orientierungsbewegungen, die sich nach dem Reiz-Reaktions-schema beschreiben lassen, auf der einen Seite, sowie ihrer Sequenz und dem Laufmuster auf der anderen Seite unterschieden.

Die Genauigkeit der einzelnen Orientierungsbewegungen ergibt sich anhand des Vergleiches zwischen dem Vorzeichen und Betrag des jeweiligen Reizwinkels sowie Vorzeichen und Betrag des entsprechenden Wendewinkels (s. Abb. 2).

Die quantitative Untersuchung dieses Zusammenhangs erfolgte mit Hilfe der Korrelationsanalyse nach Spearman (vergl. Kapitel 3.1.4.). Als Maß für die Genauigkeit ergibt sich dabei der Korrelationskoeffizient r_s , der zwischen -1 und +1 liegt; signifikante r_s -Werte nahe -1 bzw. +1 zeigen jeweils eine hohe Orientierungsgenauigkeit, Werte nahe 0 dagegen zeigen eine geringe Orientierungsgenauigkeit an.

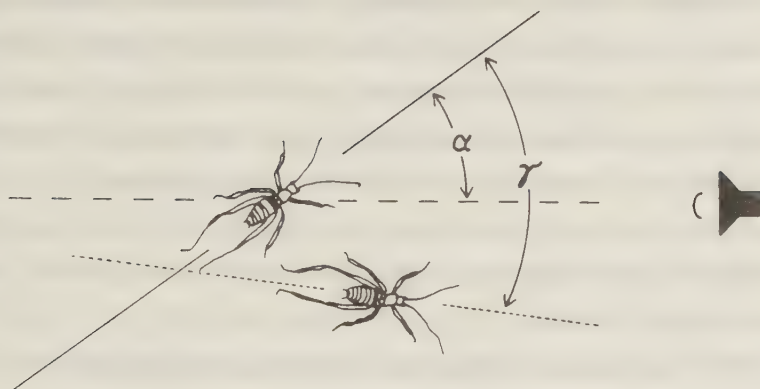


Abb. 2: Schematische Darstellung einer einzelnen phonotaktischen Orientierungsreaktion. Das Tier wird unter dem Reizwinkel α stimuliert und reagiert mit einer Orientierungsbewegung, die durch den Wendewinkel angegeben wird.

2.4. Neurophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen

Bei der Untersuchung der neuroanatomischen und neurophysiologischen Grundlagen der Phonotaxis kamen drei verschiedene methodische Ansätze zur Anwendung.

Dabei war den entsprechend unterschiedlichen Präparationen Folgendes gemeinsam:

Das Versuchstier wurde mit CO₂ betäubt und nach Entfernung der Flügel mit Hilfe einer Wachs-Kollophonium-Mischung so auf einem Halter fixiert, daß seine Vorderbeine symmetrisch und senkrecht zur Körperlängsachse orientiert waren, was einer natürlichen Position nahekommt. Als indifferente Elektrode wurde ein Silberdraht in das Abdomen eingestochen.

Anschließend wurde der Halter in einen weiter unten beschriebenen Versuchsaufbau eingebracht.

2.4.1. Zur Messung peripherer Richtcharakteristiken

Direkte, physikalische Verfahren zur Messung der Richtcharakteristik der Tympanalorgane von Orthopteren sind insbesondere wegen der geringen Größe der Tiere außerordentlich schwierig und technisch aufwendig. Dies gilt zum Beispiel für die Laservibrometrie, bei der die Auslenkung der Membran in Abhängigkeit von der Schallrichtung optisch gemessen werden kann (vergl. Michelsen & Larsen, 1978), wie auch für die Messungen der Richtcharakteristik mittels Sondenmikrophonen in unmittelbarer Nähe der reizaufnehmenden Strukturen oder sogar innerhalb der akustischen Tracheen dieser Tiere (vergl. Hill & Oldfield, 1981; in diesem Fall ergibt sich das gravierende Problem einer möglichen Beeinflussung des Schallfeldes durch die Messgeräte).

Aus diesem Grunde wurde hier ein Verfahren angewandt, das eine indirekte Bestimmung der Richtcharakteristik ermöglicht:

Die Versuchstiere wurden mit der Ventralseite nach oben auf ihrem Halter fixiert. Anschließend wurde das Gehörorgan einer Seite ausgeschaltet (Durchtrennung des Tympanalnerven), dann die Haut im Ventralbereich des Halses vorsichtig geöffnet, und schließlich eine Hakenelektrode an dem Halskonnektiv der intakten Seite platziert. Hierdurch konnten die reizevorgierten Antworten eines auditorischen Interneurons (vergl. Kapitel 2.4.3.; s. Abb. 3) registriert werden, das - nach Ausschaltung möglicher zentralnervöser Interaktionen zwischen beiden Hörbahnseiten - lediglich unilateral beeinflußt wurde.

Unter diesen Bedingungen ergibt die Bestimmung der Empfindlichkeit (Schwelle; s. Kapitel 2.4.6.) dieses Präparates bei unterschiedlichen Schalleinfallswinkeln die Richtcharakteristik des intakten Gehörorgans (Hill & Boyan, 1977; Rheinlaender & Römer, 1980; Hill & Oldfield, 1981).

In einigen Fällen - insbesondere bei Tettigonia - wurden zu Kontrollzwecken vergleichbare Untersuchungen direkt an tympanalen Rezeptoren durchgeführt; hierbei konnten die nach der beschriebenen Methode ermittelten Ergebnisse bestätigt werden (vergl. Kapitel 3.2.2.).

In einer vorangegangenen Arbeit wurde am Beispiel von Leptophyes gezeigt, daß sich die so gewonnenen Befunde auch in verhaltensphysiologischen Untersuchungen bestätigen lassen (Rheinlaender et al., 1986).

2.4.2. Physiologische und anatomische Untersuchungen an Rezeptoren und Interneuronen

Zur physiologischen Charakterisierung und anatomischen Darstellung einzelner auditorischer Neurone des Bauchmarks wurde wie folgt verfahren:

Die Tiere wurden mit der Ventralseite nach unten auf einem Halter fixiert. Nach Eröffnung der Dorsalseite konnten Darm, Fettgewebe und Teile der Flug- und Sternalmuskulatur über den Bauchmarkganglien entfernt werden. Mit feinen Pinzetten wurde dann das Perineurium über dem späteren Registrierort vorsichtig abgezogen.

Die als differente Elektroden verwendeten dünnwandigen Glaskapillaren wurden mit Hilfe eines Mikromanipulators (Leitz) und unter mikroskopischer Kontrolle in den medianen Bereich des Prothorakalganglions eingestochen. Sie waren mit einer 5%-igen Lösung des Fluoreszenzfarbstoffes Lucifer Yellow (CH, Typ IV, Sigma) gefüllt, und hatten einen Widerstand im Bereich von 30 - 100 M Ω .

Nach Penetration der Membran eines auditorischen Neurons wurde dieses bei Variation der verschiedenen akustischen Reize zunächst physiologisch charakterisiert. Anschließend erfolgte die iontophoretische Injektion des Farbstoffes durch negative Gleichströme (Stromstärke 1 - 4 nA; Dauer ca. 5 - 20 min).

Zur weiteren Behandlung (vergl. Stewart, 1978, 1981) wurden die Bauchmarkganglien herauspräpariert, ca. 1 Stunde lang in einer 4%-igen Formollösung (in 0,1 m Phosphatpuffer) fixiert, in einer aufsteigenden Alkoholreihe entwässert und in Methylsalizylat geklärt. Nach Einbettung in Zedernholzöl konnte das Präparat in verschiedenen Fokusebenen unter einem

Auflicht-Fluoreszenzmikroskop (Leitz, Orthoplan) photographiert werden.

Dem folgte nach entsprechender histologischer Aufarbeitung die Einbettung des Präparates in ein hartes Medium (Spurr, 1969) und die Anfertigung von Schnittserien (Schnittdicke 30 μm), und zwar in der Horizontal-, Transversal-, oder Sagittalebene.

Anhand der Photo- und Schnittserien konnten schließlich die Struktur und die Lage des jeweiligen Neurons im Prothorakalganglion graphisch rekonstruiert werden.

2.4.3. Zur simultanen Registrierung bilateraler zentral-nervöser Erregungsprozesse

Um die in Verhaltensversuchen ermittelte Genauigkeit der akustischen Orientierung einzelner Versuchstiere direkt und quantitativ mit den zugrunde liegenden bilateralen zentral-nervösen Codierungsleistungen zu vergleichen, wurde an denselben Individuen zunächst die Genauigkeit der Phonotaxis und anschließend die Richtungsabbildung durch spiegelbildliche Neurone der rechten und linken Hörbahnhälfte untersucht. Diese Untersuchungen an einem bilateralen auditorischen Neuronenpaar wurden exemplarisch bei Tettigonia durchgeführt (bei Leptophyes sind diese Versuche wegen der Kleinheit dieser Art sehr viel schwieriger durchzuführen). Es handelt sich dabei um Neurone mit T-Struktur, deren Somata und dendritischen Verzweigungen im Prothorakalganglion liegen (s. Abb. 3).

Die Versuchstiere wurden mit der Ventralseite nach oben auf ihrem Halter fixiert, und anschließend wurden die Halskonnektive freigelegt. Da die aufsteigenden Axone der betreffenden

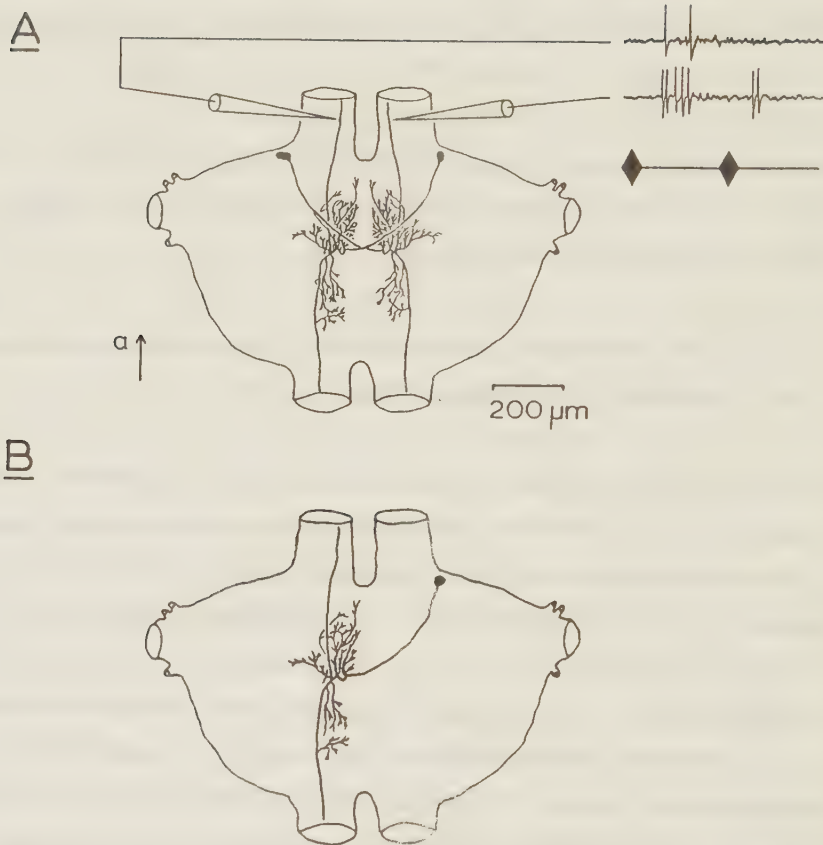


Abb. 3 A: Struktur und Lage eines auditorischen Neuronenpaares im Prothorakalganglion von *Tettigonia cantans*. Die Antworten dieser Neurone auf akustische Reizung können relativ leicht und verlässlich mit Hilfe von Mikroelektroden im Bereich der Halskonnektive registriert werden (s. Registrierbeispiel; unterhalb ist der Reiz dargestellt). In B ist zur Verdeutlichung der Struktur ein einzelnes Neuron dargestellt.

Neurone in diesem Bereich relativ großkalibrig sind (5 - 10 μm) und unmittelbar unterhalb der Konnektivoberflächen verlaufen, konnten ihre Antworten hier mit Hilfe von Mikroelektroden simultan registriert werden (s. Abb. 3).

2.4.4. Versuchsaufbau

Sämtliche neurophysiologischen Untersuchungen wurden in einem vibrationsfrei gelagerten, mit Steinwolle schallgedämpften Faradaykäfig durchgeführt. Das Schallfeld in der Mitte dieser Kammer war homogen in einem Umkreis von $\pm 2\text{ cm}$ (maximale Abweichung: 2 dB / 3 bis 100 kHz).

Die Versuchstiere wurden, fixiert auf einem Halter (s. o.) in der Mitte der Versuchskammer plaziert und bezüglich ihrer Körperlängsachse mit einer Genauigkeit von $\pm 3^\circ$ auf die "Nullposition" (entspricht im Folgenden: 0° frontal) ausgerichtet.

Zur Reizung mit Sinustönen diente der oben aufgeführte Lautgenerator, der von einer zentralen Triggereinheit (dual channel stimulator, Ortec 4710) gesteuert wurde. Die ebenfalls gebotenen Naturlautmodelle wurden entweder wie in den Verhaltensversuchen über einen Laborrechner (s. o.), oder über ein Tonbandgerät (Racal store, 4 DS; Signal-Rausch-Abstand: 40 dB) an den Lautgenerator überspielt.

Die Reize wurden über Bändchenlautsprecher bzw. Kondensatorlautsprecher abgestrahlt, die in einer Entfernung von 50 cm (akustische Fernfeldbedingungen) in 5° -Schritten horizontal um das Tier gedreht werden konnten (es handelte sich dabei um dieselben Lautsprecher, die auch in den Verhaltensversuchen eingesetzt wurden; s. o.).

Die von den jeweils untersuchten Neuronen extra- oder intra-

zellulär registrierten Signale (siehe oben), wurden über einen Impedanzwandler und Gleichspannungsverstärker (List electronic, L/M-1) auf einem Oszilloskop (Tektronix, 502 A) dargestellt und mittels eines Racal - Tonbandgerätes auf Magnetband gespeichert.

2.4.5. Reizprogramm

Zur physiologischen Charakterisierung der jeweiligen Neurone wurden die präparierten Tiere mit Sinustönen und mit modifizierten Naturlauten variabler Frequenz- bzw. Frequenzgehaltes sowie unterschiedlicher Intensitäten gereizt. Die Signaldauer betrug bei Sinusreizung 0,5 - 20 ms.

Bei den Untersuchungen an Tettigonia wurden im Falle der Reizung mit modifizierten Naturlauten die Signallängen im Sinne einer größeren Versuchsökonomie auf 30 - 150 ms beschränkt.

2.5. Definitionen

Als Verhaltensschwelle wird die niedrigste Reizintensität definiert, bei der das Verhalten des jeweiligen Versuchstieres ausgelöst werden kann.

In den neurophysiologischen Experimenten wird als Schwelle die niedrigste Intensität bezeichnet, bei der ein Neuron mindestens 8 von 10 gegebenen Reizen jeweils mit einem oder mehreren Aktionspotentialen beantwortet.

Die Bezeichnungen ipsilateral und contralateral beziehen sich auf die Seite des Nervensystems, auf der das jeweils untersuchte Gehörorgan liegt. Bei der Charakterisierung einzelner

Neurone beziehen sie sich jeweils auf die Lage des Zellsomas. Gemäß dieser Definition werden die meisten Interneurone auf Grund ihrer Anatomie vorwiegend von den Rezeptoren des contralateralen Tympanalorgans synaptisch aktiviert; entsprechend reagieren sie am empfindlichsten bei Beschallung von contralateral (s. Kapitel 3.2.3.; vergl. Marquart, 1985).

Die Bezeichnung der verschiedenen anatomischen Strukturen des Prothorakalganglions von Leptophyes und Tettigonia orientiert sich an der Terminologie von Römer et al. (im Druck).

Folgende Abkürzungen werden verwendet:

AAM	- angeborener <u>A</u> uslöse <u>m</u> echanismus
TF	- <u>T</u> ief- <u>F</u> requenz (-Komponente)
MF	- <u>M</u> ittel- <u>F</u> requenz (-Komponente)
HF	- <u>H</u> och- <u>F</u> requenz (-Komponente)
IID	- <u>i</u> nteraurale <u>I</u> ntensitäts <u>d</u> ifferenz
aISN	- <u>a</u> nterior <u>i</u> ntermediate <u>s</u> ensory <u>n</u> europile
VAC	- <u>v</u> entral <u>a</u> ssociation <u>c</u> entre
VMT	- <u>v</u> entral <u>m</u> edian <u>t</u> ract

3. Ergebnisse

3.1. Verhaltensuntersuchungen

Zunächst sollen die Signale und Grundschemata der akustischen Interaktion zwischen Männchen und Weibchen für Leptophyes punctatissima und Tettigonia cantans vorgestellt werden.

Nach der anschließenden Untersuchung der Bedeutung von Dauer und Frequenzgehalt der Signale für die Phonotaxis werden dann das phonotaktische Orientierungsverhalten und die Genauigkeit der Phonotaxis analysiert.

3.1.1. Signale und Grundschemata der akustischen Kommunikation

Männchen und Weibchen von Leptophyes punctatissima kommunizieren miteinander im Rahmen eines Wechselgesanges (s. Abb. 4; vergl. Hartley & Robinson, 1976; Robinson et al., 1986): Das Männchen erzeugt spontan einen aus 5 bis 6 Pulsen bestehenden Gesang (Dauer: ca. 10 - 15 ms); darauf antwortet das Weibchen nach einer Reaktionszeit von 25 - 40 ms. Dieses Antwortsignal besteht in der Regel aus einem Puls von nur 0,2 - 0,4 ms Dauer.

Wie aus Abb. 5 hervorgeht liegen diese Signale im Ultraschallbereich mit einem maximalen Energieanteil um 40 kHz, wobei die Weibchenantwort gegenüber dem Männchengesang schmalbandiger ist.

Darüber hinaus unterscheiden sich beide Signale hinsichtlich ihrer Lautstärke: Diese liegt für den Männchengesang zwischen 105 und 110 dB SPL, für die Weibchenantwort bei ca. 90 dB SPL.

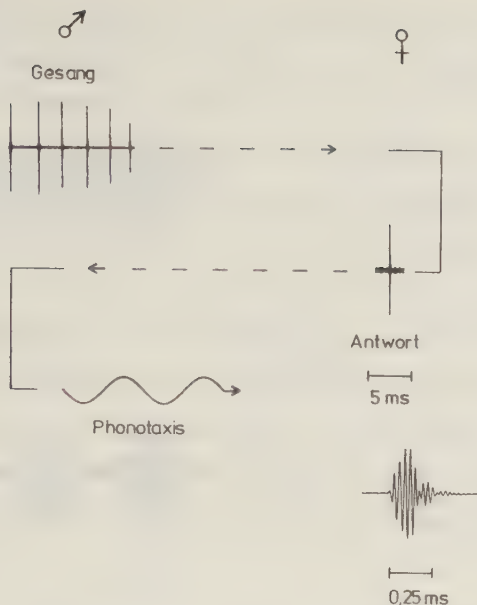


Abb. 4: Schema der akustischen Interaktion von Männchen und Weibchen der Laubheuschrecke Leptophyes punctatissima, sowie Oszillogramme der jeweiligen Signale. Unten: Vergrößerte Darstellung des Weibchensignals; beachte den geänderten Zeitmaßstab.

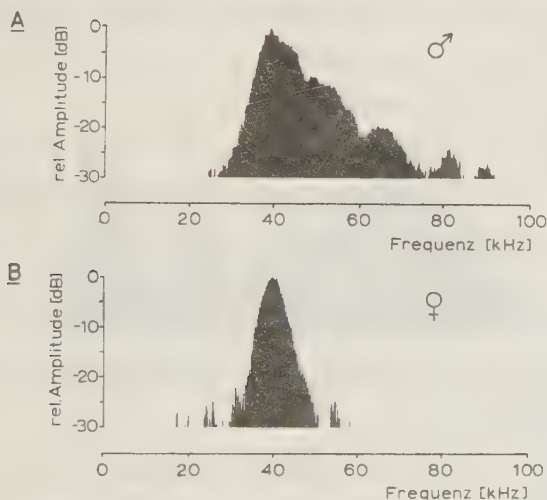


Abb. 5: Frequenzgehalt der Signale von Leptophyes punctatissima.

A: Männchengesang. B: Weibchenantwort.

Es obliegt nun dem Männchen, das Weibchen anhand seiner extrem kurzen und schmalbandigen Antwort zu erkennen, es zu lokalisieren und sich ihm phonotaktisch anzunähern.

Wie aus dem Untersuchungen von Robinson et al. (1986) sowie Zimmermann (pers. Mitteilung) hervorgeht, reagiert das Männchen nur dann phonotaktisch, wenn die Weibchenantwort in ein Zeitfenster von ca. 35 - 70 ms (20° C) nach Beginn des Männchengesangs fällt; bei Über- bzw. Unterschreitung der Grenzen dieses Zeitfensters um lediglich 3 ms unterbleibt die Phonotaxis. Daraus folgt, daß das Intervall zwischen Männchengesang und Weibchenantwort ein wichtiger Parameter für die Erkennung der Artzugehörigkeit des Weibchens durch das Männchen ist.

Im Gegensatz zu Leptophyes produziert das Männchen von Tettigonia cantans einen Dauergesang, der mehrere Sekunden bis zu einige Minuten anhalten kann (s. Abb. 6); das Weibchen ist stumm. Der Männchengesang besteht aus einer Serie einzelner Silben (Dauer ca. 20 ms), die mit einer Periode von 30 ms wiederholt werden.

Wie aus Abb. 7 hervorgeht, ist dieses Signal relativ breitbandig und enthält drei distinkte Frequenzkomponenten: Einen Tieftonanteil bei 8 - 10 kHz (TF), eine mittlere Frequenzkomponente bei 16 - 20 kHz (MF) und einen stark ausgeprägten Energieanteil zwischen 30 und 45 kHz (HF).

Die Lautstärke schwankt von Tier zu Tier zwischen 87 und 92 dB SPL.

Dieses Signal lost beim Weibchen Phonotaxis aus. Das Schema der akustischen Interaktion zwischen den Partnern ist hier somit "einfacher" als bei Leptophyes.

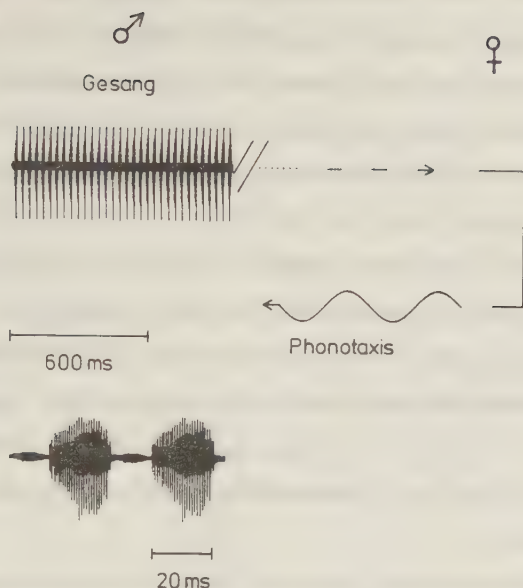


Abb. 6: Schema der akustischen Interaktion von Männchen und Weibchen der Laubheuschrecke *Tettigonia cantans*, sowie Oszillogramm des Stridulationssignals.

Unten: Die vergrößerte Darstellung des Oszillogramms zeigt die Struktur und zeitliche Beziehung zweier Silben; beachte den geänderten Zeitmaßstab. Vergl. Abb. 4.

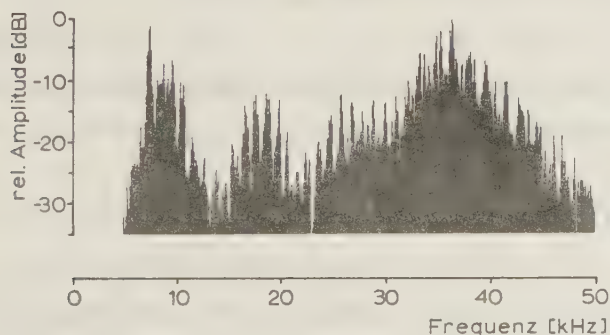


Abb. 7: Frequenzgehalt des Signals von *Tettigonia cantans*. Beachte die Breitbandigkeit des Signals und die drei diskreten Frequenzkomponenten bei 8 - 10 kHz (TF), 16 - 20 kHz (MF) und 30 - 45 kHz (HF).

Vergl. Abb. 5.

Zur Bedeutung der Zeitstruktur der Signale für die Art-erkennung liegen bisher keine Untersuchungen vor. Aus der Betrachtung vergleichbarer Arten ergibt sich jedoch, daß in dieser Hinsicht dem Intervall zwischen den einzelnen Silben eine besondere Funktion zukommt (Elsner & Popov, 1978).

Zusammenfassend läßt sich sagen: Das Männchen von Leptophyes muß seinen Partner anhand eines sehr kurzen und relativ schmalbandigen Signals erkennen und lokalisieren; dies stellt eine enorme Anforderung an sein Gehörssystem dar. Demgegenüber kann sich das Weibchen von Tettigonia unter dem Einfluß lang anhaltender Reize bzw. Reizserien orientieren, die außerdem sehr breitbandig sind.

Ob hieraus eine größere phonotaktische Orientierungsgenauigkeit von Tettigonia resultiert, wird in dieser Arbeit untersucht. Da die Signale beider Arten bezüglich ihrer Dauer und ihres Frequenzgehaltes geradezu "gegensätzliche" Extreme repräsentieren, stellt sich jedoch zunächst die Frage nach der Bedeutung dieser Parameter für die Phonotaxis und nach dem Arbeitsbereiches des jeweiligen AAMs.

3.1.2. Zur Bedeutung von Dauer und Frequenzgehalt der Signale für die Phonotaxis

3.1.2.1. Zur Bedeutung der Signaldauer

Bei der Untersuchung des Einflusses der Signaldauer auf die Phonotaxis muß zwischen drei Fragen unterschieden werden:

- Welche Bedeutung hat die Signaldauer für den jeweiligen AAM; wie kurz oder lang können die Signale sein, die noch Phonotaxis auslösen?

- Unter welchen "Regelbedingungen" findet die Phonotaxis statt? Ein offener Regelkreis setzt voraus, daß der Schallreiz bereits erloschen ist, wenn die Orientierungsbewegung beginnt; im Falle eines geschlossenen Regelkreises kann die Orientierung unter dem Einfluß des anhaltenden Reizes gesteuert werden, was eine Peilung ermöglicht. Die Klärung dieser Frage verlangt gleichzeitig die Untersuchung der Reaktionszeiten für die Orientierungsbewegungen.
- Welchen Einfluß hat die Signaldauer auf die Genauigkeit der Phonotaxis?

Im Folgenden sollen die ersten beiden Fragen näher untersucht werden.

Um die Bedeutung der Signaldauer für die Auslösung der Phonotaxis, d.h. für den AAM von Leptophyes zu untersuchen, wurden den Männchen synthetische Weibchenantworten von verschiedener Dauer "zurückgespielt". Das entsprechende Ergebnis ist in Abb. 8 A dargestellt: Während eine Signaldauer von 0,5 - 5 ms für den AAM unkritisch ist, zeigen die Männchen bei einer Verlängerung der Signale auf 10 - 20 ms keine Phonotaxis mehr. Daraus folgt, daß ihr AAM in Anpassung an die artspezifischen Weibchensignale auf extrem kurze Reize abgestimmt ist.

Vergleicht man diesen Befund mit der Analyse der Reaktionszeiten der Orientierungsbewegungen (Abb. 8 B), so wird deutlich, daß diese Wendebewegungen immer im offenen Regelkreis erfolgen, da sie erst ca. 180 - 240 ms (Medianwerte; $N = 8$) nach Reizbeginn einsetzen; eine Überführung der Konstellation von Reiz und Reaktion unter die Bedingungen des geschlossenen Regelkreises ist nicht möglich. Da sich die

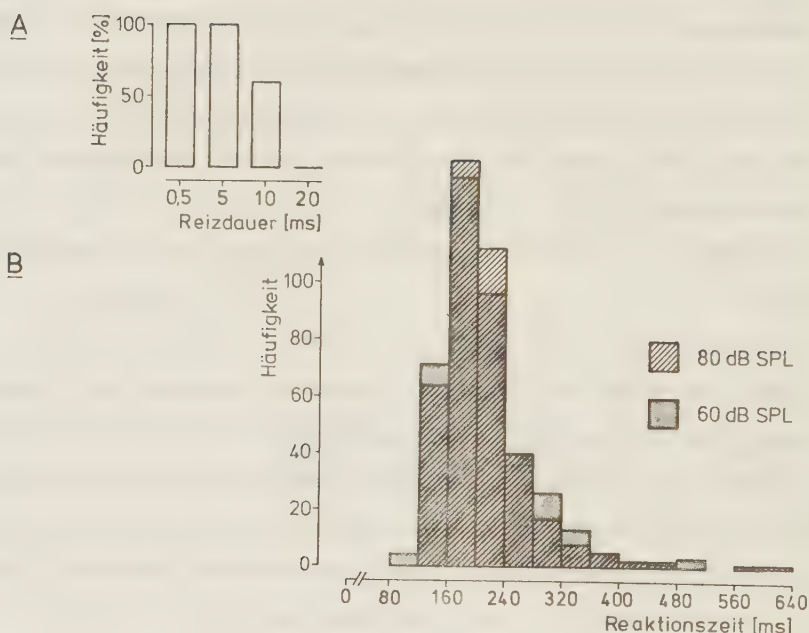


Abb. 8 A: Abhängigkeit der Phonotaxis des Männchens von *Leptophyes punctatissima* von der Dauer der synthetischen Weibchenantwort, getestet an zehn Versuchstieren.
 B: Häufigkeitsverteilung der Reaktionszeiten der phonotaktischen Orientierungsbewegungen für 60 dB SPL - graue Säulen - und 80 dB SPL - schraffierte Säulen - (jeweils acht Tiere und $N = 400$). Für diese Intensitäten läßt sich kein signifikanter Unterschied nachweisen ($p > 0,05$; Wilcoxon). Beachte im Vergleich der Befunde aus A und B, daß nur solche Reize effektiv sind, die lange vor Beginn der Orientierungsbewegung beendet sind.

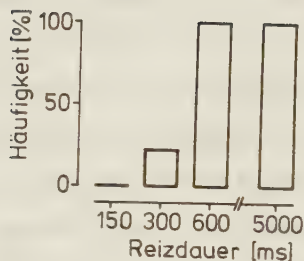
Reaktionszeiten für 60 und 80 dB SPL nicht signifikant unterscheiden ($p > 0.05$; Wilcoxon), gilt dies unabhängig von der Reizintensität.

Für Tettigonia ergibt sich ein nahezu gegensätzliches Bild (s. Abb. 9): Eine Verkürzung des synthetischen Männchengesangs auf 300 ms oder gar 150 ms führt hier zum Ausbleiben der Phonotaxis der Weibchen, eine Signaldauer von 600 ms und mehr ist dagegen unkritisch (Abb. 9 A). Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Leptophyes ist der AAM hier also auf lang anhaltende Reize bzw. Reizserien abgestimmt.

Da die Orientierungsreaktionen ca. 200 - 320 ms (Medianwerte; $N = 8$) nach Reizbeginn einsetzen (Abb. 9 B) und somit in den meisten Fällen zumindest zum Teil unter dem Einfluß des andauernden Reizes erfolgen, ist bei Tettigonia - wiederum anders als bei Leptophyes - eine Orientierung unter den Bedingungen des geschlossenen Regelkreises, und somit eine Peilung, möglich.

Vergleicht man weiter die Reaktionszeiten der beiden Arten, so ergibt sich, daß sie bei Leptophyes (180 - 240 ms) signifikant kürzer sind als bei Tettigonia (200 - 320 ms; $p < 0.05$; Vorzeichentest).

A



B

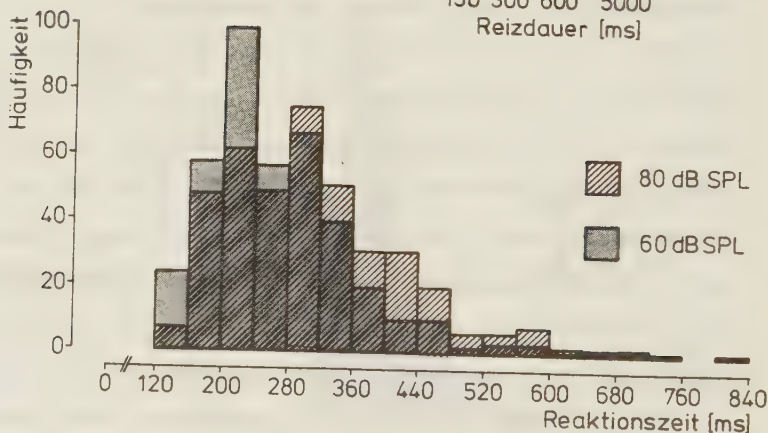


Abb. 9 A: Abhängigkeit der Phonotaxis der Weibchen von *Tettigonia cantans* von der Dauer der Reize bzw. Reizserien, getestet an neun Versuchstieren.

B: Häufigkeitsverteilung der Reaktionszeiten der phonotaktischen Orientierungsbewegungen für 60 dB SPL - graue Säulen - und 80 dB SPL - schraffierte Säulen (jeweils acht Versuchstiere und $N = 400$). Der Unterschied bezüglich beider Intensitäten läßt sich nicht statistisch auf dem 5%-Niveau sichern (Wilcoxon).

Beachte im Vergleich der Befunde aus A und B, daß nur solche Reize effektiv sind, die über den Beginn der Orientierungsreaktion hinaus andauern.

Vergl. Abb. 8.

3.1.2.2. Zur Bedeutung des Frequenzgehaltes der Signale

Ähnlich wie bei der Untersuchung der Bedeutung der Signaldauer soll bei der Analyse der Bedeutung des Frequenzgehaltes der Signale für das phonotaktische Verhalten zwischen zwei Aspekten unterschieden werden:

- Dem Gesichtspunkt der Toleranzbreite des jeweiligen AAMs, d.h. der Auslösung von Phonotaxis auf der einen Seite.
- Und dem Problem der Genauigkeit der Schalllokalisation bei verschiedenen Frequenzen auf der anderen Seite.

Letzteres wird vor allem im neurophysiologischen Teil dieser Arbeit untersucht.

Wie aus Abb. 10 A hervorgeht, wird die Phonotaxis des Männchens von Leptophyes nur durch Signale im Ultraschallbereich ausgelöst. Die größte Empfindlichkeit des AAMs liegt hier bei 40 kHz, wo in einzelnen Fällen schon Intensitäten von 50 dB SPL effektiv sind (Signaldauer: 5 ms). Zu tieferen Frequenzen hin nimmt diese Empfindlichkeit um mehr als 20 dB / Oktave ab; entsprechend konnte bei Reizung mit 20 kHz und 80 dB SPL nur in einem von neun Fällen Phonotaxis beobachtet werden. Zu höheren Frequenzen hin zeigt sich dagegen eine geringere Empfindlichkeitsabnahme. Es ergibt sich somit das Bild einer Abstimmung des AAMs des Männchens auf das Frequenzband der arteigenen Signale, deren maximale Energieanteile bei 40 kHz liegen (vergl. Abb. 5).

Dies gilt in gleicher Weise für die Verhaltensbereitschaft des Weibchens, die eine ähnliche Frequenzabstimmung zeigt (s. Abb. 10 B ; Oedekoven, 1986; Hardt & Oedekoven, in Vorbereitung): Auch hier liegt das Empfindlichkeitsmaximum bei 40 kHz, und es zeigt sich eine steile Filtercharakteristik zu tiefen Frequenzen, eine weniger dynamisch verlaufende Flanke

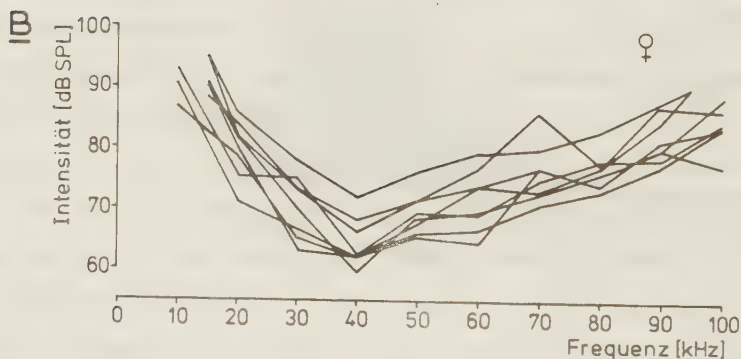
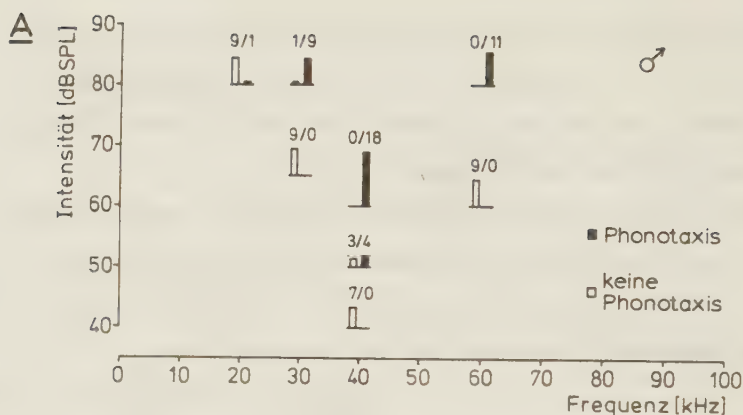


Abb. 10: Verhaltensbereitschaft von *Leptophyes punctatissima* in Abhängigkeit von der Frequenz und der Intensität der Reize.

A: Häufigkeit der Phonotaxis der Männchen im Frequenz - Intensitätsfeld (Reizdauer 5 ms). Die schwarzen Säulen zeigen Phonotaxis an, die weißen Säulen das Ausbleiben von Phonotaxis. Die Höhe der Säulen entspricht der jeweiligen Häufigkeit, die zusätzlich oberhalb numerisch angegeben ist.

B: Verhaltensschwellen für die Antwort von acht Weibchen (die Reizdauer beträgt hier in Anpassung an die natürliche Länge des Männchensignals 10 ms); verändert nach Oedekoven (1986).

zu höheren Frequenzen hin. Bemerkenswert ist jedoch der Unterschied in den Schwellenintensitäten, die für die Weibchen bei 40 kHz zwischen 60 und 75 dB SPL und somit 10 - 20 dB über denen der Männchen liegen (die unterschiedliche Lautstärke der Signale der Partner - siehe oben - findet hier somit eine gewisse "Kompensation").

Vergleichbare Untersuchungen zur Frequenzabhängigkeit des Verhaltens wurden auch an Tettigonia durchgeführt. Hierzu wurden Lautmodelle generiert, die nur die TF-Komponente (8 - 10 kHz), die MF-Komponente (16 - 20 kHz), oder nur die HF-Komponente (30 - 45 kHz) enthielten (vergl. Abb. 7 und Abb. 21). Die Reizung der Weibchen mit solchen nunmehr relativ schmalbandigen Signalen führte jedoch nur in zwei von neun Fällen zu Phonotaxis: Bei diesen beiden Tieren konnte das Verhalten jeweils mit der TF- bzw. HF-Komponente alleine ausgelöst werden, jedoch erst bei Reizintensitäten von 80 dB SPL und höher. Demgegenüber lag die Verhaltensschwelle bei Angebot des vollen Spektrums (vergl. Abb. 7) bei 50 dB SPL (Medianwert; N = 9).

Dieser Befund legt den Schluß nahe, daß bei Tettigonia - anders als im Falle von Leptophyes - der AAM nicht auf ein einzelnes Frequenzband abgestimmt ist, sondern vielmehr auf den "Dreiklang" diskreter Frequenzkomponenten.

Dies geht auch aus Untersuchungen von Latimer & Sippel (1987) hervor: Hier wurden den Tieren in Wahlversuchen solche Naturlautmodelle angeboten, bei denen nur die relative Lage einzelner Frequenzanteile und ihre Gewichtung variiert wurden. Signale, deren TF-Komponente zu niedrigeren Frequenzen hin verschoben war, wurden von den Weibchen signi-

fikant bevorzugt; gleichzeitig waren auch solche Signale besonders attraktiv, die einen ausgeprägten HF-Anteil enthielten. Die Frequenzauflösung war jedoch im Bereich der TF-Komponente besonders hoch und erreichte hier eine Trennschärfe von 0,8 - 3,4 kHz.

Obwohl vergleichbare Wahlversuche an Leptophyes fehlen, zeichnen die hier dargestellten Befunde hinsichtlich der Frequenzabhängigkeit der Phonotaxis bei Tettigonia ein komplexeres Bild.

Es läßt sich somit zusammenfassen, daß neben der zeitlichen Struktur der akustischen Signale bzw. der akustischen Interaktion auch die Dauer der Signale und ihr Frequenzgehalt wichtige Parameter für die **Arterkennung** sind.

3.1.3. Zum phonotaktischen Orientierungsverhalten

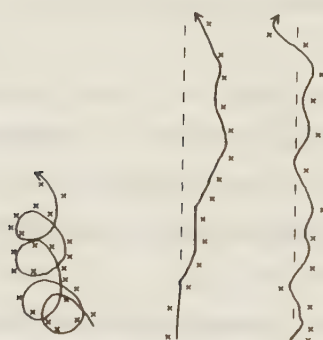
Angesichts der Unterschiedlichkeit der Signale und der AAMs von Leptophyes und Tettigonia stellt sich die Frage nach möglichen Unterschieden im Orientierungsverhalten und in der Orientierungsgenauigkeit beider Arten. Um dem nachzugehen, wurden die Tiere in den entsprechenden Versuchen jeweils unter den Bedingungen der artspezifischen Kommunikation getestet. Bei Leptophyes wurden synthetische Weibchensignale mit einer Trägerfrequenz von 40 kHz und einer Dauer von 0,5 ms verwendet. Bei Tettigonia wurde - um eine 100%-ige Verhaltensbereitschaft der Weibchen zu gewährleisten (s. o.) - eine Reizdauer von 600 ms gewählt. Dabei wurde durchgängig das volle Spektrum des arteigenen Signals geboten.

Wie schon erwähnt, zeigen die Tiere auf dem Laufband in Abwesenheit eines akustischen Reizes einen ungerichteten, kreisenden Laufkurs (s. Abb. 11). Sobald jedoch ein attraktives Signal unter horizontaler Beschallung geboten wird, laufen sie in Richtung des Lautsprechers. Hierbei ergibt sich nicht eine geradlinige, sondern eine mäandernde, zickzackartige Bewegungsfolge, in deren Verlauf die Tiere sich mehrfach neu orientieren, und die häufiger von kurzen Stops unterbrochen wird. Ein peilendes Orientierungsverhalten, wie es für Grillen und Frösche beschrieben wurde (Murphey & Zaretsky, 1972; Rheinlaender et al., 1979), konnte hier bei beiden Arten nicht beobachtet werden.

Wie aus den in Abb. 11 beispielhaft gezeigten Laufspuren hervorgeht, ist das zickzackartige Orientierungsmuster der Tiere bei mittlerer Reizintensität (80 dB SPL) ausgeprägter als bei niedrigerer Lautstärke (60 dB SPL). Dies bestätigt sich auch in einer genaueren, quantitativen Analyse: Die Leptophyes-Männchen ändern bei schwellennaher Reizung (60 dB SPL) ihre Wenderichtung (links oder rechts) von einer Reizsituation zur nächsten mit einer mittleren Häufigkeit von $49,4 \pm 8,6 \%$ (Abb. 12 A). Bei mittlerer Lautstärke (80 dB SPL) ist dieses "Alternieren" deutlicher ausgeprägt, die mittlere Häufigkeit liegt hier bei $69,6 \pm 8,5 \%$.

Entsprechend der Wenderichtung ändert sich auch die Reizrichtung (links oder rechts) in der Abfolge der einzelnen Reizsituationen bei mittlerer Lautstärke ($57,2 \pm 16,1 \%$) ebenfalls häufiger als bei schwellennaher Reizung ($30,9 \pm 12,8 \%$). Diese Unterschiede sind jeweils signifikant ($p < 0,02$; Wilcoxon).

Leptophyes punctatissima



30 cm

30 cm

Tettigonia cantans

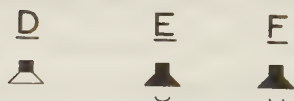
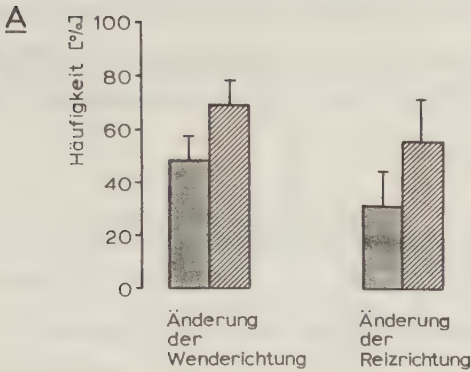


Abb. 11: Laufspuren von Leptophyes punctatissima (A - C) und von Tettigonia cantans (D - F) bei verschiedenen Reizbedingungen:

A und D ohne Reiz; B und E Reizung mit 60 dB SPL; C und F Reizintensität 80 dB SPL.

Die Kreuze deuten jeweils das Auftreten des akustischen Reizes relativ zur Laufspur an; bei Leptophyes geben sie auch einen Hinweis auf den Gesang des Männchens, der gegenüber dem Reiz jeweils um 35 - 50 ms zeitlich vorläuft.

Leptophyes punctatissima



Tettigonia cantans

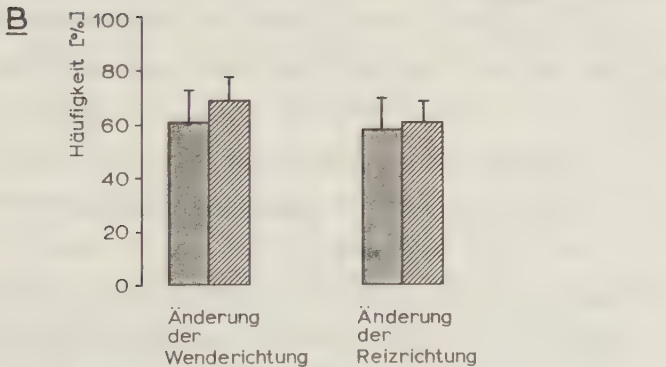


Abb. 12: Quantitative Analyse des phonotaktischen Mäanderns bei Leptophyes punctatissima (A) und Tettigonia cantans (B).

Dargestellt ist die mittlere prozentuale Häufigkeit für die Änderung der Wenderichtung (links) und der Reizrichtung (rechts) von einer Reizsituation zur nächsten; die senkrechten Balken zeigen die Standardabweichung an. Die ermittelten Werte beruhen jeweils auf der Analyse von aufeinander folgenden Orientierungsreaktionen (N = 50) an zehn Tieren (Leptophyes) bzw. an neun Tieren (Tettigonia). Diese wurden jeweils bei 60 dB SPL (graue Säulen) und bei 80 dB SPL (schraffierte Säulen) getestet.

Für die Weibchen von Tettigonia (Abb. 12 B) ergibt sich ein ähnliches Bild. Allerdings ist der Unterschied, was die Änderung der Wenderichtung angeht, für die verschiedenen Reizintensitäten nicht so ausgeprägt ($61,6 \pm 12,4$ % für 60 dB SPL gegenüber $68,7 \pm 8,8$ % für 80 dB SPL); bezüglich der Änderung der Reizsituation ist er nicht statistisch signifikant ($p > 0,05$; Wilcoxon).

Dieser Befund einer Intensitätsabhängigkeit der Dynamik des phonotaktischen Laufes spiegelt sich auch in der Betrachtung der "Stärke" der Wendebewegungen wider: Wie aus Abb. 13 A und Tab. 1 A hervorgeht, sind die mittleren Wendewinkel der getesteten Leptophyes bei 80 dB SPL durchgängig größer ($15,4 - 42,2^\circ$) als bei 60 dB SPL ($7,2 - 26,8^\circ$).

Dies gilt auch in den meisten Fällen für Tettigonia (Abb. 13 B und Tab. 1 B), die mittleren Wendewinkel liegen hier zwischen $12,5 - 52,5^\circ$ (60 dB SPL) und $23 - 48,5^\circ$ (80 dB SPL), aber anders als bei Leptophyes läßt sich dieser Befund nicht auf dem 5% - Niveau statistisch sichern (Wilcoxon).

Es läßt sich also zusammenfassen, daß der phonotaktische Lauf bei beiden Arten aus einer Abfolge **mehrerer** Orientierungsreaktionen besteht. Das Orientierungsverhalten ist bei Leptophyes und bei Tettigonia intensitätsabhängig: Bei mittlerer Reizintensität mäandrieren die Tiere **stärker** und machen **größere** Wendebewegungen als bei schwelennaher Reizung. Diese Intensitätsabhängigkeit des Orientierungsverhaltens ist bei Leptophyes besonders stark ausgeprägt.

Tab. 1: Mittelwerte und Streuung (Standardabweichung)
der Wendewinkel bei Reizung mit 60 und 80 dB SPL.

A: Leptophyes punctatissima; B: Tettigonia cantans. Angegeben
sind jeweils die Werte für die einzelnen Individuen (L1 -
L10 bzw. T1 - T9).

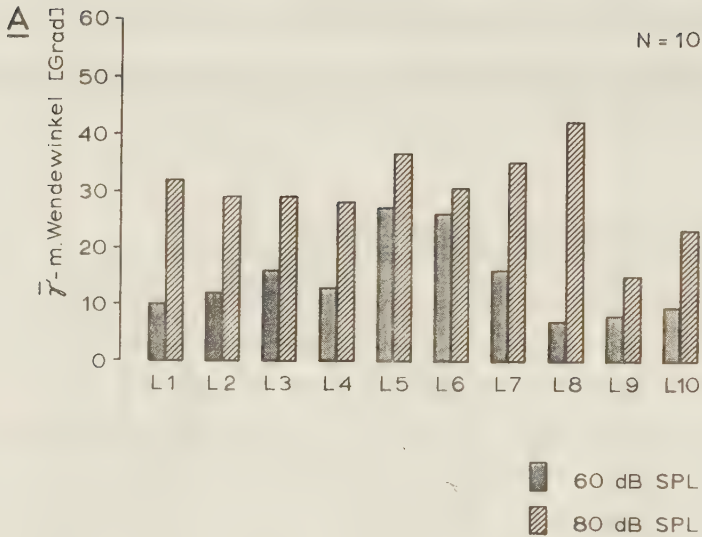
Leptophyes punctatissima

A	Tier	Wendewinkel (Grad)	
		bei 60 dB SPL	bei 80 dB SPL
	L1	9,8 ± 8,9	32,4 ± 20,8
	L2	11,9 ± 8,7	28,8 ± 17,1
	L3	16,4 ± 12,9	29,1 ± 16,7
	L4	13,4 ± 11	27,7 ± 17,9
	L5	26,8 ± 19,4	36,4 ± 11,9
	L6	25,8 ± 20,9	29,6 ± 18,3
	L7	16,1 ± 15,2	35,0 ± 21,4
	L8	7,2 ± 5,9	42,2 ± 26,1
	L9	7,9 ± 5,5	15,4 ± 11,6
	L10	9,5 ± 7,7	23,7 ± 17,6

Tettigonia cantans

B	Tier	Wendewinkel (Grad)	
		bei 60 dB SPL	bei 80 dB SPL
	T1	25,1 ± 19	47,9 ± 28,8
	T2	22,7 ± 18,7	25,9 ± 15,9
	T3	41,5 ± 24,8	41,7 ± 28,2
	T4	24,2 ± 19,5	37,3 ± 22,5
	T5	44,9 ± 30,4	33,3 ± 27
	T6	53,2 ± 28,7	25,6 ± 16
	T7	40,0 ± 33,8	45,4 ± 28,8
	T8	15,1 ± 10,5	29,3 ± 21,7
	T9	26,6 ± 22,1	27,1 ± 15

Leptophyes punctatissima



Tettigonia cantans

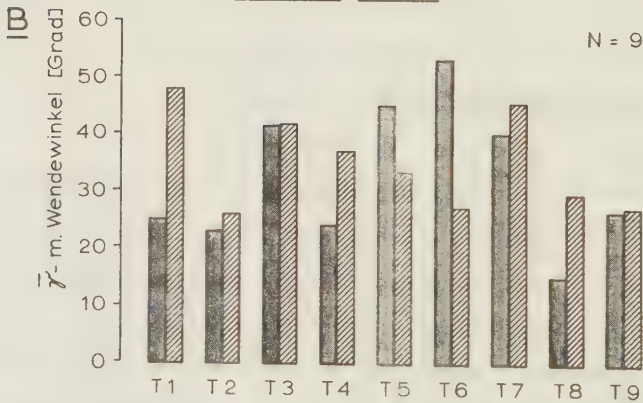


Abb. 13: Mittlere Wendewinkel der einzelnen Versuchstiere von Leptophyes punctatissima (A; L1 - L10) und von Tettigonia cantans (B; T1 - T9) bei Reizung mit 60 dB SPL (graue Säulen) und 80 dB SPL (schraffierte Säulen). Beachte, daß die entsprechenden Werte für Leptophyes bei 60 dB SPL ausnahmslos niedriger sind als bei 80 dB SPL. Vergl. Tab. 2.

Tab. 2: Abhängigkeit der Gesangsrate der Männchen von Leptophyes punctatissima von der Reizsituation.

Angegeben sind die Mittelwerte für sieben Tiere, die jeweils 5 min lang getestet wurden.

Die Unterschiede für die verschiedenen Reizsituationen sind jeweils signifikant ($p < 0,05$; Wilcoxon).

Reizsituation	Gesangsrate (Gesänge / 20 s)
ohne Reiz	$4,8 \pm 1,2$
mit Reiz (80 dB SPL)	$5,6 \pm 1,4$
Reizung mit 80 dB SPL	$5,6 \pm 1,2$
Reizung mit 60 dB SPL	$6,4 \pm 1,3$
horizontale Beschallung (80 dB SPL)	$5,9 \pm 1,4$
vertikale Beschallung (80 dB SPL)	$6,9 \pm 1,1$

Hinzu kommt, daß bei den Männchen von Leptophyes auch die Gesangsaktivität von den Reizbedingungen abhängt: Beim Einschalten der synthetischen Weibchenantwort steigern sie signifikant ihre Gesangsrate um ca. 17 % (s. Tab. 2). Werden die Weibchenantworten mit niedriger Lautstärke (60 dB SPL) geboten, singen die Männchen um ca. 14 % häufiger als bei mittlerer Antwortintensität (80 dB SPL); auch bei Beschallung von oben - die Männchen laufen dann scheinbar unorientiert in unregelmäßigen Kreisen - ist ihre Gesangsaktivität signifikant um ca. 14 % gegenüber horizontaler Beschallung erhöht. Da die Häufigkeit der reflexartigen Weibchenantworten direkt mit der Gesangsrate der Männchen gekoppelt ist, können die Männchen durch eine Erhöhung ihrer Gesangsaktivität einen zeitlich dichteren Informationsfluß über den Ort des Partners erreichen.

3.1.4. Zur Genauigkeit der phonotaktischen Orientierung

Die Genauigkeit der einzelnen phonotaktischen Orientierungen ergibt sich aus dem Verhältnis von jeweiligem Reizwinkel und entsprechendem Wendewinkel (vergl. Kapitel 2.3.3. sowie Abb. 2). Dies ist exemplarisch für jeweils ein Tier beider Arten in Abb. 14 graphisch dargestellt:

Das für Leptophyes herausgegriffene Beispiel zeigt bei schwelennaher Reizung (60 dB SPL; Abb. 14 A) mit dem synthetischen Weibchensignal eine relativ ungenaue Beziehung zwischen Reiz- und Wendewinkel, da die Messpunkte im Koordinatensystem weit streuen. Sie liegen jedoch überwiegend im ersten und dritten Quadranten, was jeweils einer "richtigen" Seitenwahl entspricht, d.h. einer Drehung des Tieres zur Schallquelle hin. "Falsche" Reaktionen, also Wendungen von

Leptophyes punctatissima

Tettigonia cantans

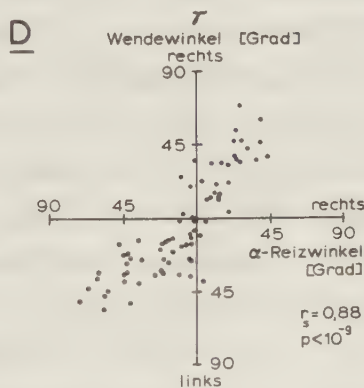
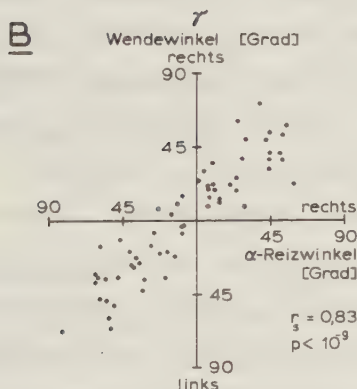
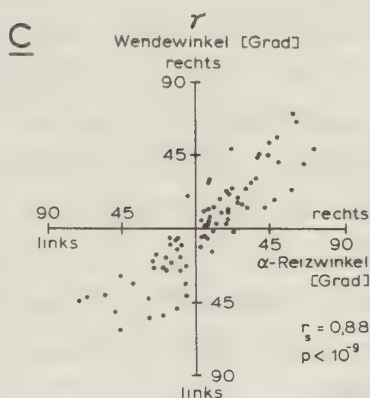
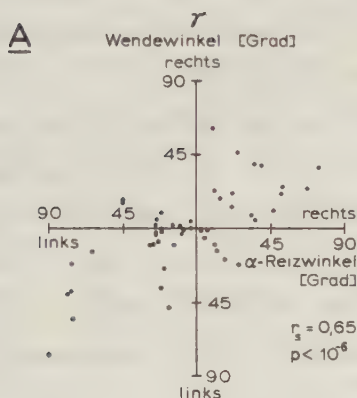


Abb. 14: Abhängigkeit der Wendewinkel (γ) von den Reizwinkeln (α), jeweils beispielhaft für ein Männchen von Leptophyes punctatissima (links) und ein Weibchen von Tettigonia cantans (rechts) dargestellt.

A und C: Reizung mit 60 dB SPL. B und D: Reizung mit 80 dB SPL.

Beachte in B - D, daß die Messpunkte überwiegend im Bereich der Winkelhalbierenden des ersten und dritten Quadranten des Koordinatensystems liegen, und nur wenig streuen; dies entspricht einer winkelspezifischen Orientierung.

der Schallquelle weg, treten bei Reizwinkeln von 46° links bis 30° rechts auf, allerdings sind in diesen Fällen die Wendewinkel relativ klein.

Demgegenüber deutet sich für das gleiche Tier bei Reizung mit 80 dB SPL (Abb. 14 B) eine proportionale Beziehung zwischen Reiz- und Wendewinkel an: Die Wendewinkel werden mit zunehmendem Reizwinkel größer, die Streuung der Messpunkte ist wesentlich geringer. Desweiteren treten nur sehr wenige "Fehlreaktionen" auf, die nunmehr in einem engeren Reizwinkelbereich von 30° links bis 5° links liegen. Bei mittlerer Intensität orientiert sich das Tier somit **genauer** als bei schwelennaher Reizung und darüber hinaus **winkelspezifisch**.

Ungeachtet dessen sei hier noch auf die gegenüber dem Koordinatensystem leicht nach links verschobene Verteilung der Messpunkte hingewiesen. Ähnliche mehr oder weniger starke Asymmetrien bzw. Händigkeiten wurden bei Individuen beider Arten gefunden. Auf diesen Aspekt werde ich weiter unten **genauer** eingehen (vergl. Kapitel 3.3.).

Wie bei Leptophyes zeigt auch das Beispiel für Tettigonia eine Intensitätsabhängigkeit der Lateralisationsgenauigkeit (Abb. 14 C und D): Bei Reizung mit 60 dB SPL treten "falsche" Reaktionen zwischen Reizwinkeln von 5° links und 23° rechts auf; bei Reizung mit 80 dB SPL ist der Bereich "falscher" Reaktionen auf 9° links bis 6° rechts reduziert. Dennoch ergibt sich bei schwelennaher und mittlerer Reizintensität der Eindruck einer stetigen und relativ genauen Abhängigkeit der Wendewinkel von den Reizwinkeln. Somit deutet sich hier - anders als bei Leptophyes - für beide Intensitäten eine **winkelspezifische Orientierung** an.

Um den an den gezeigten Beispielen gewonnenen Eindruck einer Winkelerkennung genauer zu überprüfen, wurden für beide Arten die mittleren Wendewinkel bei Reizwinkeln von $1 - 30^\circ$, $31 - 60^\circ$ und $61 - 90^\circ$ miteinander verglichen. Wie aus Abb. 15 und Tab. 3 hervorgeht, unterscheiden sich die entsprechenden Werte jeweils signifikant, wobei die mittleren Wendewinkel mit größeren Reizwinkeln ebenfalls signifikant zunehmen ($p < 0,01$; Wilcoxon). Dies gilt mit der Ausnahme von schwellennaher Reizung bei Leptophyes (Abb. 15 A und Tab. 3 A): Der Unterschied der mittleren Wendewinkel ist hier für Reizwinkel von $0 - 30^\circ$ gegenüber $31 - 60^\circ$ nur schwach signifikant ($p < 0,05$) und für Reizwinkel von $31 - 60^\circ$ gegenüber $61 - 90^\circ$ läßt er sich nicht statistisch sichern ($p > 0,05$) - dabei kommen laterale Reizwinkel signifikant seltener vor als frontale Reizwinkel ($p < 0,02$; Wilcoxon). Da die Streuung der Wendewinkel für die drei Reizwinkelbereiche keinen signifikanten Unterschied aufweist ($p > 0,05$; Wilcoxon; vergl. Tab. 3), läßt sich jedoch mit der Ausnahme von schwellennaher Reizung bei Leptophyes konstatieren: Die akustische Orientierungsleistung beider Arten ist nicht auf eine Rechts-Links-Unterscheidung beschränkt, sondern erweist sich - zumindest für den frontalen Winkelbereich von 90° links bis 90° rechts - als winkelspezifisch.

Diese winkelspezifische Orientierung entspricht jedoch nicht einer linearen Abhängigkeit der Wendewinkel von den Reizwinkeln. Mit Ausnahme der für Leptophyes bei 60 dB SPL gewonnenen Werte liegen die mittleren Wendewinkel für Reizwinkel unterhalb von 31° signifikant über dem mittleren Reizwinkel - 15° - und umgekehrt für den Winkelbereich $61 - 90^\circ$ unter dem mittleren Reizwinkel - 75° - ($p < 0,05$; Vorzeichentest; vergl. Tab. 3). Daraus folgt, daß die Tiere bei

Tab. 3: Extremwerte der mittleren Wendewinkel und der Standardabweichungen (Werte in Klammern) für drei verschiedene Winkelbereiche und bei Reizung mit 60 und 80 dB SPL.

Zugrunde liegen hier für Leptophyes die Daten von zehn Tieren, für Tettigonia von neun Tieren. Die vollständigen Verteilungen sind in Abb. 16 dargestellt.

Leptophyes punctatissima

A	Reizwinkel (Grad)	Wendewinkel (Grad)	
		60 dB SPL	80 dB SPL
	1 - 30	11,6 - 33,4 (8,3 - 20,9)	20,1 - 35,7 (14,4 - 21,8)
	31 - 60	11,3 - 44,4 (7,7 - 40)	17,1 - 60,9 (8,5 - 19,4)
	61 - 90	24,4 - 44,5 (8,6 - 34)	39,3 - 71,2 (8,5 - 24,5)

Tettigonia cantans

B	Reizwinkel (Grad)	Wendewinkel (Grad)	
		60 dB SPL	80 dB SPL
	1 - 30	14,5 - 39,7 (9,1 - 30)	18,8 - 37,1 (12,1 - 26,7)
	31 - 60	29,8 - 61,4 (9,1 - 23,1)	35,6 - 56 (10,4 - 21,1)
	61 - 90	40,2 - 70,1 (10 - 32,6)	42,0 - 70,6 (14,2 - 35,3)

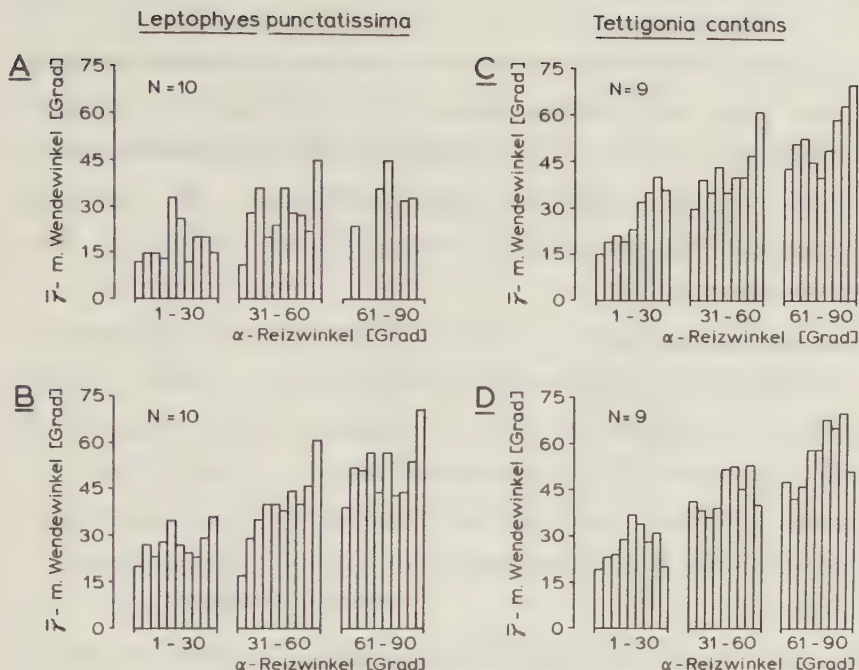


Abb. 15: Verteilung der mittleren Wendewinkel für drei verschiedene Reizwinkelbereiche, für 1 - 30°, 31 - 60° und 61 - 90°.

Jede Säule repräsentiert den für den entsprechenden Winkelbereich ermittelten Wert eines Tieres; die relative Position der Säulen ist für die verschiedenen Winkelbereiche jeweils gleich.

Linke Diagramme für *Leptophyes punctatissima*; rechte Diagramme für *Tettigonia cantans*. A und C: Reizung mit 60 dB SPL. B und D: Reizung mit 80 dB SPL.

Beachte in B - D, daß nahezu alle Tiere bei größeren Reizwinkeln auch größere Wendewinkel zeigen - die Unterschiede für die drei Winkelbereiche sind hier jeweils signifikant ($p < 0,01$; Wilcoxon). Vergl. Tab. 3.

kleinen Reizwinkeln im Mittel "übersteuern" und bei stark lateraler Beschallung "untersteuern". Auf diesen Befund werde ich häufiger zurückkommen (vergl. insbesondere Kapitel 3.2.2. und 3.3.).

Gegenüber dieser eher grundsätzlichen Betrachtungsweise erlaubt die Korrelationsanalyse eine weitergehende Quantifizierung der Orientierungsleistungen und, darauf basierend, einen Vergleich der Lokalisationsgenauigkeit bei den verschiedenen Intensitäten und zwischen beiden Arten (s. Abb. 16 und Tab. 4).

Für Leptophyes ergibt die Korrelationsanalyse bei Reizung mit 60 dB SPL Korrelationskoeffizienten von $r_s = 0,239 - 0,758$. Bei der Lautstärke von 80 dB SPL hingegen liegen diese Werte mit $r_s = 0,601 - 0,86$ signifikant höher ($p < 0,02$; Wilcoxon). Daraus folgt, daß die Lokalisationsgenauigkeit bei mittlerer Reizintensität höher ist als bei schwelennaher Reizung.

Dies bestätigt sich auch für Tettigonia. Allerdings ist hier die Streuung der Korrelationskoeffizienten bei beiden Intensitäten wesentlich geringer als bei Leptophyes. Das heißt, die Variation zwischen den verschiedenen Individuen ist weniger ausgeprägt. Darüber hinaus liegen die Korrelationskoeffizienten sowohl bei 60 dB SPL als auch bei 80 dB SPL signifikant über den für Leptophyes ermittelten Werten ($p < 0,02$; Kolmogoroff-Smirnov - Lokationstest). Daraus folgt, daß die phonotaktische Orientierung bei Tettigonia genauer ist als bei Leptophyes.

Tab. 4: Korrelationskoeffizienten von Reiz- und Wendewinkel bei Reizung mit 60 und 80 dB SPL.

A: Leptophyes punctatissima. B: Tettigonia cantans.

Angegeben sind jeweils die Werte für die einzelnen Individuen (L1 - L10 und T1 - T9).

Mit einer Ausnahme (*) ist die Korrelation in allen Fällen hoch signifikant ($p < 0,002$).

Leptophyes punctatissima

A	Tier	Korrelationskoeffizient r_s	
		bei 60 dB SPL	bei 80 dB SPL
	L1	0,633	0,824
	L2	0,611	0,623
	L3	0,653	0,832
	L4	0,375	0,801
	L5	0,758	0,734
	L6	0,673	0,802
	L7	0,710	0,796
	L8	0,239 *	0,860
	L9	0,667	0,746
	L10	0,373	0,601

Tettigonia cantans

B	Tier	Korrelationskoeffizient r_s	
		bei 60 dB SPL	bei 80 dB SPL
	T1	0,747	0,776
	T2	0,869	0,910
	T3	0,882	0,908
	T4	0,887	0,922
	T5	0,826	0,865
	T6	0,902	0,910
	T7	0,810	0,810
	T8	0,824	0,926
	T9	0,894	0,879

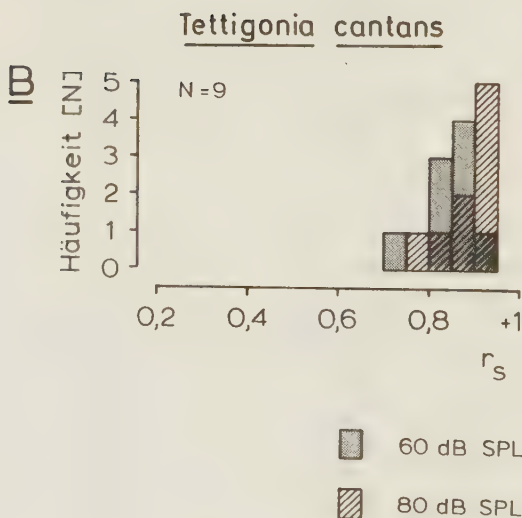
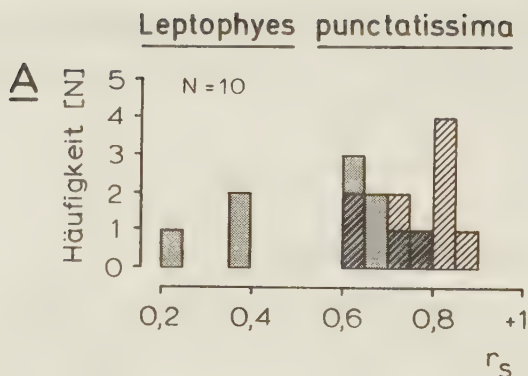


Abb. 16: Verteilung der Korrelationskoeffizienten (r_s) der Reiz- und Wendewinkel von Leptophyes punctatissima (A; N = 10) und von Tettigonia cantans (B; N = 9). Dargestellt sind die Häufigkeiten für 60 dB SPL (graue Säulen) und 80 dB SPL (schraffierte Säulen). Beachte, daß bei beiden Arten die Werte für 80 dB SPL höher liegen als für 60 dB SPL ($p < 0,05$; Wilcoxon) und daß die Korrelationskoeffizienten für Tettigonia insgesamt höher sind als für Leptophyes ($p < 0,02$; Kolmogoroff-Smirnov-Lokations-test). Vergl. Tab. 4.

Aus der quantitativen Analyse der Wendewinkel bei verschiedenen Reizwinkeln und aus der Korrelationsanalyse von Wende- und Reizwinkeln läßt sich somit resümieren:

- Mit Ausnahme von Leptophyes bei schwelennaher Reizung können beide Arten eine Schallquelle winkelspezifisch lokalisieren. Während sie bei kleinen Schalleinfallswinkeln vorwiegend "übersteuern", zeigen sie bei stark lateraler Beschallung im Mittel "untersteuernde" Orientierungsbewegungen.
- Die Genauigkeit der Phonotaxis ist, wie auch das phonotaktische Orientierungsverhalten, bei beiden Arten intensitätsabhängig; bei höheren Intensitäten lokalisieren die Tiere genauer. Dieser Befund ist bei Leptophyes deutlicher als bei Tettigonia.
- Der Vergleich beider Arten unter den Bedingungen der jeweils artspezifischen Reizung erbringt für Tettigonia eine höhere Genauigkeit der Phonotaxis als für Leptophyes.

3.2. Neurophysiologische / neuroanatomische Untersuchungen

Die Frage ist nun, auf welchen anatomischen und physiologischen Grundlagen die beschriebenen Verhaltensleistungen, die Frequenzselektivität der Phonotaxis und die winkelspezifische Orientierung, beruhen und welche unterschiedlichen Anpassungen an die artspezifischen Signale sich in der Hörbahn beider Arten finden. Dies soll im Folgenden untersucht werden.

3.2.1. Zur peripheren Frequenzanalyse: Physiologische und anatomische Untersuchungen an tympanalen Rezeptoren

Die Zellkörper und reizaufnehmenden Strukturen der tympanalen Sinneszellen der Laubheuschrecken liegen proximal in den Tibien der Vorderbeine, und zwar im sogenannten Intermediärorgan und dem eigentlichen Gehörgang, der Crista acustica (Schwabe, 1906). Diese enthält bei Leptophyes punctatissima ca. 22 und bei Tettigonia cantans ca. 36 auditorische Rezeptoren (Schumacher & Houtermans, 1975). Sie entsenden ihre Axone durch den Beinerv in das Prothorakalganglion, wo sie ihre Information an Interneurone weitergeben.

Wie schon aus früheren Arbeiten bekannt zeigen die tympanalen Sinneszellen der Laubheuschrecken (und aller Orthopteren) V-förmige Schwellenkurven mit einer Frequenz maximaler Empfindlichkeit (Bestfrequenz; vergl. Rheinlaender, 1975; Kalmring et al., 1978; Römer, 1983; Oldfield, 1985).

Bei Leptophyes besitzen die 30 kHz - Rezeptoren die niedrigste Schwelle, sie liegt hier bei 37 - 40 dB SPL; zu tieferen und zu höheren Bestfrequenzen hin werden die Neurone

unempfindlicher (s. Abb. 17 A).

Die Frequenzabstimmung des Gehörorgans in seiner Gesamtheit "differiert" somit um 10 kHz gegenüber dem artspezifischen Signal, dessen maximale Energieanteile bei 40 kHz liegen (s. Abb. 17 B).

Desweiteren ist auch die Phonotaxisbereitschaft der Männchen auf 40 kHz abgestimmt (vergl. den grau gekennzeichneten Bereich in Abb. 17 A) und die Schwelle für dieses Verhalten liegt hier mit 50 - 60 dB SPL ca. 10 -15 dB oberhalb der Hörschwelle der Tiere (40 - 45 dB SPL). Diese Differenz wird insbesondere zu tiefen Frequenzen hin noch größer: Während die Tiere bei 20 kHz schon Intensitäten von 40 - 50 dB SPL "hören", liegt die Phonotaxischwelle klar oberhalb von 80 dB SPL, was einem Unterschied von 30 - 40 dB entspricht (vergleichbare, hier nicht näher betrachtete Divergenzen, finden sich auch zwischen der Hörschwelle und der Antwortschwelle der Weibchen; vergl. Abb. 10 B und Rheinlaender et al., 1986).

Demzufolge spiegelt die im Verhalten der Tiere gezeigte Frequenzselektivität nicht bloß den Hörbereich wider; sie muß vielmehr auf spezielleren Filtern beruhen. Auffällig ist in diesem Zusammenhang, daß die Schwellen der Rezeptoren im Bereich unterhalb der Bestfrequenzen nahezu parallel zur Verhaltensschwelle unterhalb von 40 kHz verlaufen und mit 10 - 25 dB / Oktave in etwa die gleiche Filtersteilheit aufweisen. Dies läßt vermuten, daß die Auslösung von Phonotaxis die Aktivierung einer bestimmten Gruppe von Rezeptoren - mit der Bestfrequenz 40 kHz - voraussetzt und daß die Frequenzabhängigkeit dieses Verhaltens durch die Schwellenkurven dieser Neurone vorgegeben ist.

Tab. 5: Schwellenintensitäten von Rezeptoren verschiedener Bestfrequenz von *Tettigonia cantans*, ermittelt bei Reizung mit dem arteigenen Signal (volles Spektrum). Die Stichprobengröße (N) ist jeweils in Klammern angegeben.

Bestfrequenz (kHz)	Schwelle für das arteigene Signal (dB SPL)	
≤ 10	38 - 42	(9)
11 - 20	39 - 46	(8)
21 - 30	41 - 47	(8)
31 - 40	45 - 54	(6)
> 40	57 - 64	(4)

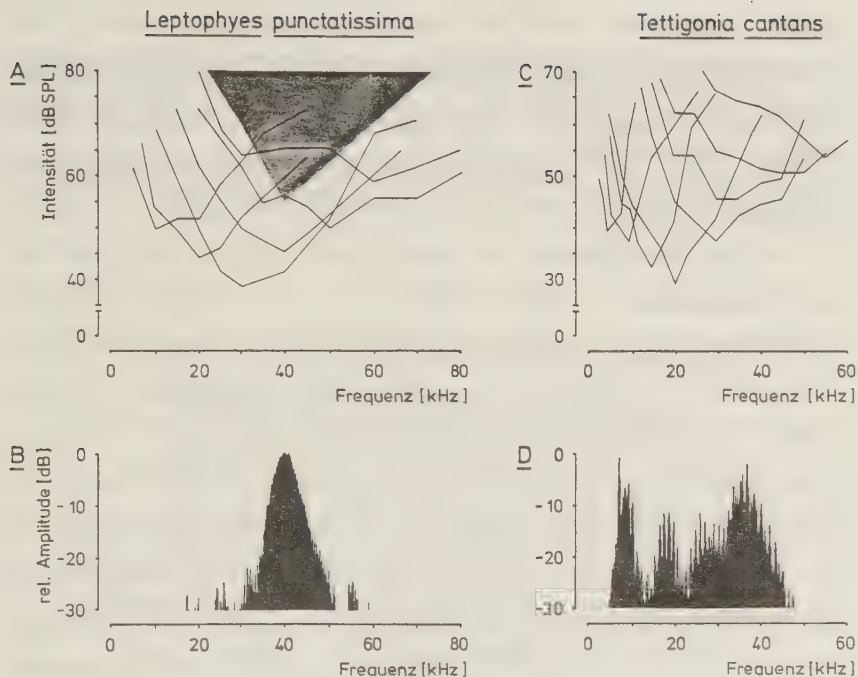


Abb. 17: Repräsentative Schwellenkurven tympanaler Rezeptoren von Leptophyes punctatissima (A; N = 6) und Tettigonia cantans (C; N = 8). In A ist zusätzlich der Frequenz-Intensitätsbereich eingetragen (graue Kennzeichnung), in dem die Männchen Phonotaxis zeigen. Untere Diagramme: Frequenzspektrum des Weibchensignals von Leptophyes (B) und des Stridulationssignals von Tettigonia (D). Beachte in C die vergleichsweise engen Schwellenkurven von Rezeptoren mit Bestfrequenzen unterhalb 20 kHz.

Tab. 8: Bandbreite von Rezeptoren verschiedener Bestfrequenz bei Leptophyes punctatissima und Tettigonia cantans, ermittelt für eine Intensität von 10 dB oberhalb der empfindlichsten Schwelle; angegeben sind jeweils die Mittelwerte und die Standardabweichungen.

Die Sternchen (*) kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen beiden Arten ($p < 0,02$; Kolmogoroff-Smirnov-Lokationstest).

Bestfrequenz (kHz)	Bandbreite 10 dB o. d. Schwelle (kHz)	
	Leptophyes	Tettigonia
≤ 10	$18,3 \pm 7,6$	$9,5 \pm 4,1$ *
11 - 20	$20,2 \pm 6,4$	$12,0 \pm 2,7$ *
21 - 30	$22,1 \pm 3,7$	$22,1 \pm 5,4$
31 - 40	$29,1 \pm 5,0$	$40,7 \pm 9,4$ *
> 40	$42,5 \pm 2,8$	$51,6 \pm 13,3$

Wie aus Abb. 17 Q hervorgeht, ist der Hörbereich von Tettigonia gegenüber dem von Leptophyes zu tieferen Frequenzen hin verschoben: Hier besitzen die 20 kHz - Rezeptoren die niedrigste Schwelle mit einer Empfindlichkeit von 30 - 35 dB SPL.

Die Reizung des Tympanalorgans mit dem arteigenen Signal zeigt, daß auch bei Tettigonia Hörschwelle und Verhaltensschwelle nicht deckungsgleich sind: Während letztere (für das volle Spektrum) bei 50 - 60 dB SPL liegt (s. Kapitel 3.1.2.), beantworten Rezeptoren mit Bestfrequenzen bis zu 10 kHz das Stridulationssignal schon ab Intensitäten von 38 - 42 dB SPL (vergl. Tab. 5). Ähnlich wie bei Leptophyes findet sich hier somit eine Differenz zwischen Hör- und Verhaltensschwelle von ca. 12 - 18 dB SPL.

Ein Blick in Tab. 5 verdeutlicht weiterhin, daß mit zunehmender Lautstärke des arteigenen Signals (volles Spektrum) fortschreitend Sinneszellen mit höheren Bestfrequenzen erregt werden. Dabei ergibt es sich, daß die Verhaltensschwelle (Median 50 dB SPL) in den Schwellenbereich von Neuronen mit Bestfrequenzen oberhalb von 30 kHz fällt.

Vergleicht man bei beiden Arten die Form der Schwellenkurven der tympanalen Rezeptoren, so wird auffällig, daß Sinneszellen mit einer Bestfrequenz unterhalb von 20 kHz engere Schwellenkurven und somit eine schärfere Filtereigenschaft zeigen als solche mit höheren Bestfrequenzen. Dementsprechend nimmt die Bandbreite der Neurone - gemessen 10 dB oberhalb der niedrigsten Schwelle - generell mit steigender Bestfrequenz zu (vergl. Tab. 6). Dieser Befund ist bei Tettigonia besonders deutlich, gilt aber auch für Leptophyes.

Darüber hinaus zeigt sich hier ein bemerkenswerter Unter-

schied zwischen beiden Arten: Während Neurone mit Bestfrequenzen unterhalb von 21 kHz bei Tettigonia eine signifikant geringere Bandbreite und somit eine größere Filterschärfe als bei Leptophyes aufweisen ($p < 0,02$; Kolmogoroff-Smirnov-Lokationstest), sind Neurone mit Bestfrequenzen oberhalb von 30 kHz bei Leptophyes schmalbandiger und somit frequenzselektiver als bei Tettigonia. In dieser vergleichenden Betrachtungsweise deutet sich somit für beide Arten eine Anpassung der peripheren Frequenzanalyse an das jeweils verhaltensrelevante artspezifische Signal oder an eine seiner Komponenten an. Bei Tettigonia stellt die vergleichsweise scharfe Filtereigenschaft der Tiefton-Rezeptoren ein physiologisches Korrelat zu der hohen Frequenzauflösung im TF-Bereich dar, die die Tiere im Verhalten zeigen (vergl. Kapitel 3.1.2.).

Wie schon gesagt, ziehen die Axone der tympanalen Rezeptoren über den Beinnerv in das Prothorakalganglion, wo sie streng ipsilateral im sogenannten auditorischen Neuropil verzweigen (s. Abb. 18 A; vergl. Rehbein, 1973, sowie Römer, 1983). Die genauere Analyse dieses Bereiches anhand von Sagitalschnitten - in Kombination mit der selektiven Darstellung einzelner Sinneszellen - zeigt (s. Abb. 18 B):

- Innerhalb des Prothorakalganglions stellt dieses Neuropil (in Anlehnung an Römer et al., im Druck, hier als "aISN" bezeichnet) eine klar abgrenzbare Struktur dar.
- Die axonalen Endigungen einzelner Sinneszellen verzweigen nicht im gesamten Neuropil, sondern innerhalb eines eingeschränkten Bereiches.

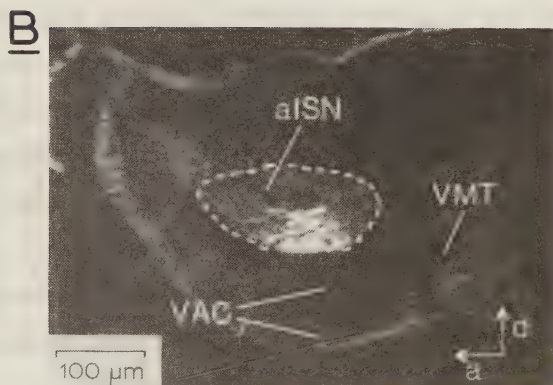
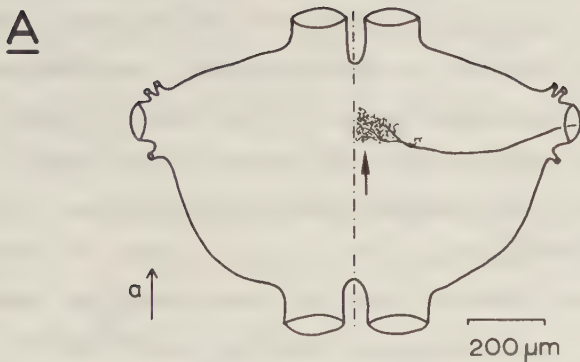


Abb. 18 A: Zeichnerische Rekonstruktion der Struktur einer einzelnen auditorischen Rezeptorfaser von *Tettigonia cantans* im Prothorakalganglion (in der Aufsicht). Die gepunktet-gestrichelte Linie entspricht der Mittellinie des Ganglions; der Pfeil deutet die Ebene für den in **B** dargestellten Sagittalschnitt an.

B: Verzweigungsbereich eines tympanalen Rezeptors im auditorischen Neuropil (aISN; anterior Intermediate Sensory Neuropile), dessen Begrenzung hier durch die gestrichelte weiße Linie verdeutlicht wird. Weitere Strukturen, die in diesem Sagittalschnitt sichtbar werden: VAC (Ventral Association Centre) und VMT (Ventral Median Tract). Die Bezeichnung dieser "Landmarken" folgt der Nomenklatur von Römer et al. (im Druck).

Wie aus Abb. 19 hervorgeht, ist dieser Projektionsbereich der einzelnen Sinneszellen korreliert mit ihrer Frequenzabstimmung: Neurone mit niedrigen Bestfrequenzen verzweigen im anterioren Bereich und mit steigender Bestfrequenz wandern die Projektionsfelder innerhalb des Neuropils gegen den Uhrzeigersinn über ventral nach posterior und dorsal, wo ausschließlich Hochfrequenzrezeptoren projizieren. Diese tonotope Frequenzabbildung, die sich bei beiden hier betrachteten Arten findet, bedarf natürlich einer genaueren quantitativen Analyse, die die gesamte räumliche Ausdehnung der Verzweigungsbereiche miteinbezieht; hier wird der Einfachheit halber nur eine Schnittebene betrachtet.

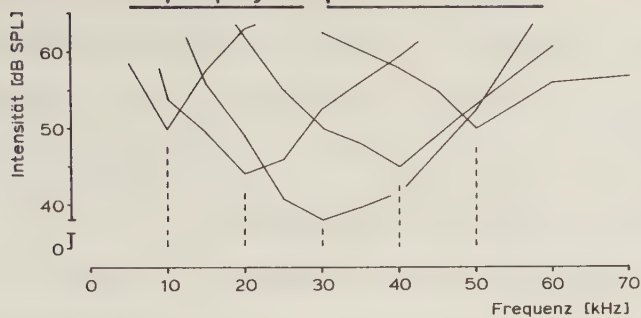
Entsprechend der unterschiedlichen Lage der Hörbereiche von Leptophyes und Tettigonia, ergibt sich jedoch eine räumliche "Verschiebung" in dieser tonotopen Frequenzrepräsentation: Während in den dorsalen Neuropilbereich bei beiden Arten 50 kHz-Rezeptoren projizieren, verzweigen im anteroventralen Neuropilbereich bei Leptophyes 10 kHz-Rezeptoren, bei Tettigonia hingegen 4 kHz- und 6 kHz-Rezeptoren; desweiteren entspricht der Repräsentationsort für 20 kHz bei Leptophyes dem Zielgebiet des 8 kHz-Rezeptors bei Tettigonia.

Unabhängig von dieser "Frequenzverschiebung" ist bei beiden Arten das empfindlichste Hören, d.h. die niedrigste Schwelle des gesamten Gehörorgans, in der ventroposterioren Region des Neuropils repräsentiert.

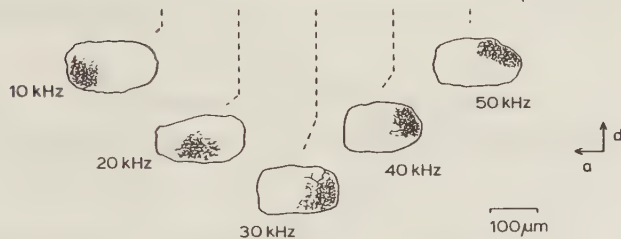
Auffällig ist desweiteren, daß bei Tettigonia der Frequenzbereich von 4 kHz - 12 kHz nahezu das ganze ventrale Neuropil abdeckt und somit räumlich "überrepräsentiert" zu sein scheint. Außerdem sind die Projektionsfelder von Tieftonrezeptoren unterschiedlicher Bestfrequenz deutlicher voneinander getrennt als die verschiedener Hochtonrezeptoren, die

Leptophyes punctatissima

A

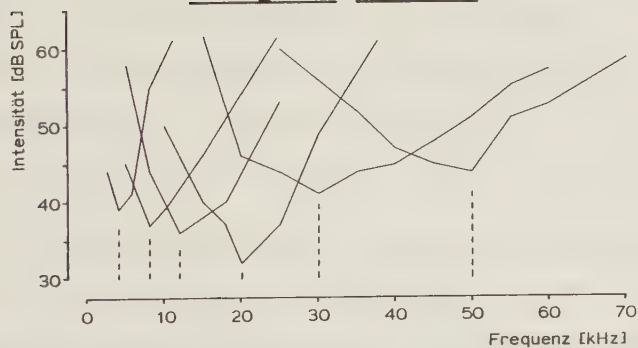


B



Tettigonia cantans

C



D

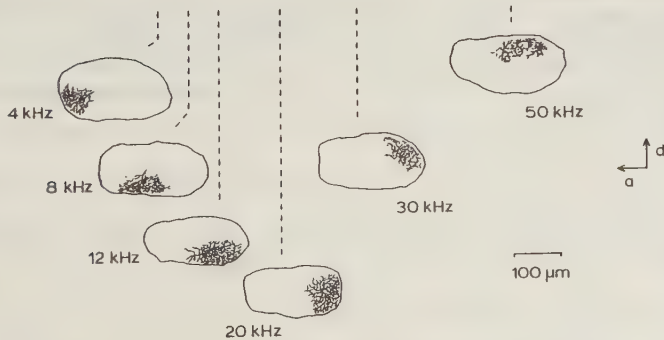


Abb. 19: Schwellenkurven tympanaler Rezeptoren von Leptophyes punctatissima (A) und Tettigonia cantans (C) und die jeweils entsprechenden axonalen Verzweigungsmuster im auditorischen Neuropil (B und D) in der Sagitalsicht. Beachte die tonotope Verteilung der Projektionsbereiche bei beiden Arten.

im posterioren und dorsalen Neuropilbereich liegen, wo stärkere Überlappungen vorkommen. Dies gilt in ähnlicher Weise für Leptophyes, ist aber hier nicht so ausgeprägt.

Es deutet sich somit an, daß - analog zur höheren "physiologischen Frequenzauflösung" bzw. Filterschärfe im Tieftonbereich (s. o.) - die räumliche Trennung der repräsentierten Frequenzen bzw. Frequenzbereiche hier schärfer ist als im Hochtonbereich.

3.2.2. Zur peripheren Richtcharakteristik und zur Richtungscodierung durch tympanale Rezeptoren

Die Untersuchung der physiologischen Grundlagen des Richtungshörens beider Laubheuschreckenarten erfordert zunächst die Bestimmung der Richtcharakteristiken der Gehörorgane. Diese prägt sich bei den Orthopteren insbesondere in der Abhängigkeit des Schalldruckes (bei einigen Arten auch des Schalldruckgradienten) über den Tympanalmembranen vom jeweiligen Schalleinfallswinkel aus (Schwartzkopff, 1974; Michelsen, 1983).

Wie Abb. 20 A für Leptophyes zeigt, nimmt dieser Schalldruck bei Drehung der Schallquelle von ipsilateral (270°) nach contralateral bis zu einem Minimum bei 90° ab. Die größte Änderung tritt dabei jenseits von 0° , also auf der contralateralen Seite auf.

Nach Spiegelung dieser Richtcharakteristik an der Körperlängsachse des Tieres erhält man - unter der Annahme symmetrischer Verhältnisse zwischen beiden Gehörorganen - die virtuelle Richtcharakteristik des contralateralen Organs (gestrichelte Linie). Auf dieser Basis läßt sich nun für jeden Reizwinkel die interaurale Intensitätsdifferenz - IID -

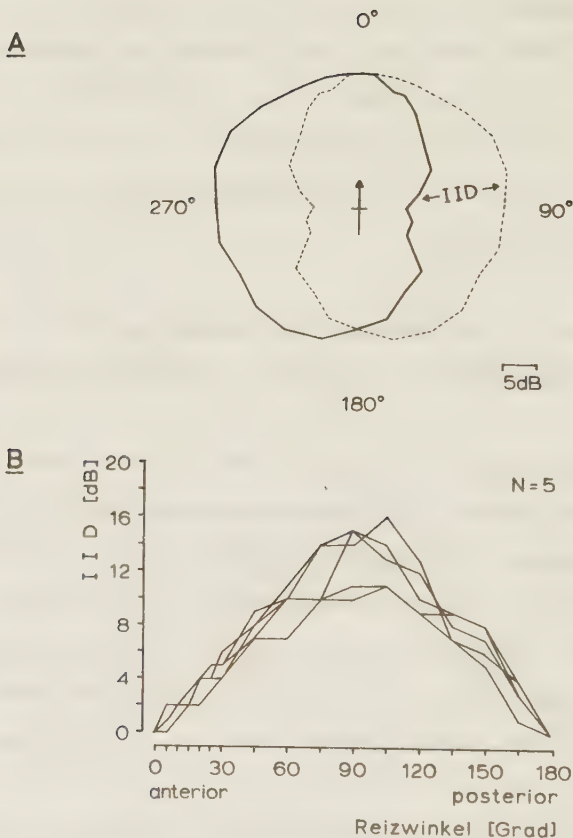


Abb. 20 A: Richtcharakteristik des Tympanalorgans von *Leptophyes punctatissima* (Frequenz: 40 kHz). Die gestrichelte Linie deutet die gespiegelte, virtuelle Richtcharakteristik des gegenüberliegenden Organs an, anhand derer für die verschiedenen Reizwinkel die interauralen Intensitätsdifferenzen - IID - ermittelt werden können. Beachte die geringe Dynamik der Richtcharakteristik für ipsilaterale Beschallung, insbesondere für Winkel von 270° bis 0°.

B: Abhängigkeit der errechneten interauralen Intensitätsdifferenz - IID - vom Reizwinkel, gezeigt für fünf Tiere. Beachte, daß die Intensitätsdifferenzen mit von 0 bis 90° ansteigendem Reizwinkel stetig zunehmen und für diesen Bereich winkelspezifisch sind.

ermitteln, die von den Tieren bei ihrer Orientierung ausgewertet werden kann. Wie aus Abb. 20 B hervorgeht, nimmt diese interaurale Differenz mit von 0° bis 90° steigendem Schalleinfallswinkel stetig zu, und ist also für diesen Bereich winkelspezifisch; die größten Werte treten bei 90° lateral auf und liegen um 14 dB (Median). Hier bietet sich somit ein Erklärungsansatz für die im Verhalten bei 80 dB SPL beobachtete ebenfalls winkelspezifische Orientierungsleistung der Tiere.

Bei Tettigonia stellt sich die Betrachtung der peripheren Grundlagen des Richtungshörens insofern als komplizierter dar, als hier das artspezifische Signal nicht nur eine sondern drei diskrete Frequenzkomponenten enthält. Bezüglich dieser Komponenten zeigt das Tympanalorgan unterschiedliche Richtcharakteristiken (s. Abb. 21): Für die TF-Komponente ergibt sich nur eine sehr schwache Richtungsabhängigkeit - die Richtcharakteristik ist hier nahezu kreisförmig und entsprechend betragen die interauralen Intensitätsdifferenzen bei Reizwinkeln um 90° maximal 4 - 5 dB. Die MF- und die HF-Komponente hingegen erbringen sehr viel schärfere Richtcharakteristiken. Deren Dynamik ist - wie im Falle von Leptophyes - bei frontalen und contralateralen Reizwinkeln ($345^\circ - 90^\circ$) am größten, im ipsilateralen Bereich ($270^\circ - 345^\circ$) hingegen minimal. Für beide Komponenten nimmt die interaurale Intensitätsdifferenz von $0^\circ - 90^\circ$ lateral stetig zu und erreicht maximale Werte von 13 dB (MF) bzw. 19 dB (HF). Insofern ist auch bei Tettigonia die Voraussetzung für eine "Winkelerkennung" gegeben.

Allerdings ist hier die Beziehung zwischen interauraler Intensitätsdifferenz und Reizwinkel nicht linear: Ihre größte

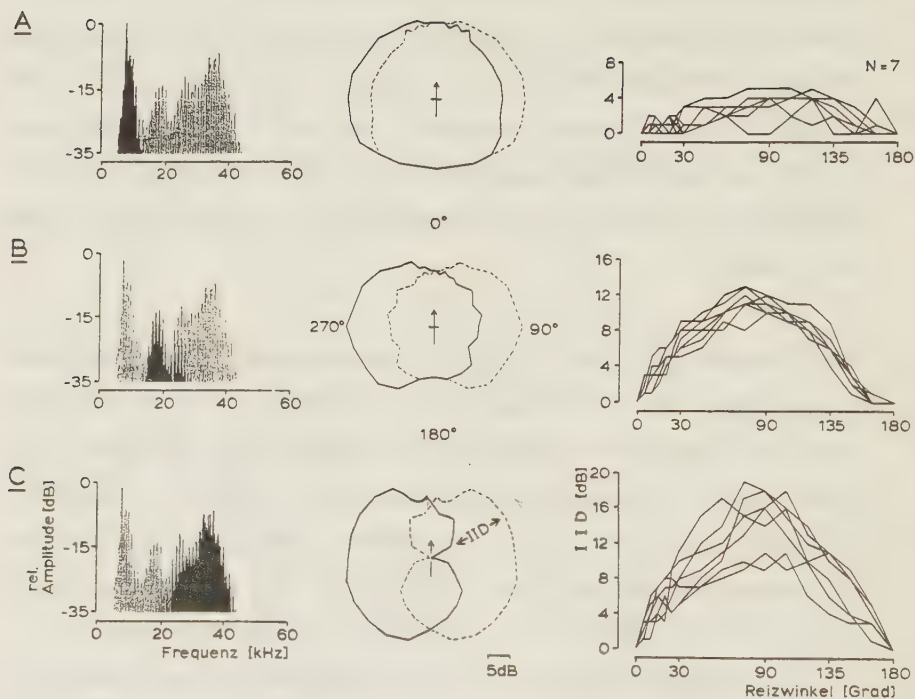


Abb. 21: Periphere Richtungsinformation von *Tettigonia cantans* für verschiedene, aus dem arteigenen Signal herausgefilterte Komponenten (A - C). Das Frequenzspektrum dieser Komponenten ist jeweils in den linken Diagrammen gegenüber den anderen, grau dargestellten Signalanteilen schwarz hervorgehoben.

Die mittleren Diagramme zeigen jeweils exemplarisch eine entsprechende Richtcharakteristik des Tympanalorgans und deren Spiegelbild (gestrichelte Linie).

In den rechten Diagrammen ist entsprechend die Abhängigkeit der errechneten interauralen Intensitätsdifferenzen - IID - vom Reizwinkel dargestellt ($N = 7$). Beachte, daß die Intensitätsdifferenzen für die MF-Komponente (B) und insbesondere die HF-Komponente (C) sehr viel höher sind als für die LF-Komponente (A), daß sie innerhalb des Bereiches von 0° bis 90° stetig ansteigen und hier somit winkelspezifisch sind; für die LF-Komponente zeigen sie nur eine schwache Winkelabhängigkeit.

Vergl. Abb. 21.

Tab. 7: Dynamik der interauralen Intensitätsdifferenz - IID - von Leptophyes punctatissima (A) und Tettigonia cantans (B) für verschiedene Winkelbereiche und verschiedene Reizfrequenzen. Angegeben ist jeweils der Medianwert für sieben Tiere.

Beachte die relativ verminderte Dynamik für den Bereich 60° - 90°.

Leptophyes punctatissima

A	Frequenz (kHz)	Dynamik der IID (dB)		
		für		
		0° - 30°	30° - 60°	60° - 90°
	40	5	5	3

Tettigonia cantans

B	Frequenz (kHz)	Dynamik der IID (dB)		
		für		
		0° - 30°	30° - 60°	60° - 90°
	8 - 10 (TF)	1	1	1
	16 - 20 (MF)	7	3	0
	35 - 40 (HF)	8	4	4

Dynamik liegt vielmehr zwischen Winkeln von 0° - 30° , wo sie im Median 7 dB (MF) bzw. 8 dB (HF) beträgt (s. Tab. 7 B). Bei Drehung der Schallquelle von 30° nach 60° hingegen ändern sich die Medianwerte lediglich um 3 dB (MF) bzw. 4 dB (HF); innerhalb des Winkelbereiches von 60° bis 90° ergibt sich für die MF-Komponente keine Änderung, für die HF-Komponente eine Änderung von 5 dB.

Auch bei Leptophyes zeigt sich zumindest in zwei von fünf Fällen ein abgeflachter Verlauf der interauralen Intensitätsdifferenz im Winkelbereich von 60° - 90° (s. Abb. 20).

Dementsprechend liegt der Medianwert für ihre Dynamik hier mit 3 dB niedriger als für die Winkelbereiche 0° - 30° und 30° - 60° , wo er jeweils 5 dB beträgt (s. Tab. 7 A).

Hierin deutet sich für beide Arten ein Korrelat zu den untersteuernden phonotaktischen Orientierungsreaktionen bei stark lateraler Beschallung an; demzufolge ist die steilere Dynamik der interauralen Intensitätsdifferenz bei Reizwinkeln nahe der Körperlängsachse vermutlich die Grundlage für das entsprechende phonotaktische Übersteuern und die flachere Dynamik die Grundlage für das "Untersteuern" (vergl. Kapitel 3.1.4.; s. insbes. Tab. 3).

Unabhängig davon bietet sich bei Tettigonia - anders als bei Leptophyes - neben der winkelspezifischen interauralen Intensitätsdifferenz für die MF- und insbesondere die HF-Komponente ein weiterer möglicher Informationsträger als Grundlage des Richtungshörens an: Die Differenz in der Klangfarbe, d.h. in der spektralen Zusammensetzung, der jeweils an beiden Ohren wirksamen Reize; diese Differenz entsteht durch die unterschiedliche interaurale Dämpfung der drei Komponenten. Dies Problem wird in dieser Arbeit jedoch nicht weiter verfolgt.

Es stellt sich nun die Frage, wie die tympanalen Rezeptoren das jeweils artspezifische Signal beantworten, und welchen Beitrag sie zur Codierung der Schallrichtung leisten.

Die entsprechenden Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren von Leptophyes zeigen, daß bei Reizung mit dem synthetischen Weibchensignal (Dauer: 0,5 ms; Frequenz: 40 kHz) auf diesem Niveau jeweils maximal ein Aktionspotential gebildet wird; dies gilt unabhängig von der Reizstärke und der Schallrichtung (s. Abb. 22 A und B). Auch die Reaktionszeit ist von diesen Parametern nahezu unabhängig und schwankt lediglich im schwellennahen Bereich geringfügig.

Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß dieses Antwortverhalten nicht nur eine spezifische Eigenschaft der Rezeptoren von Leptophyes ist, da auch die Sinneszellen von Tettigonia auf solche Klickreize nur mit einem Impuls reagieren. Es ist vielmehr typisch für diese extrem kurzen Signale; bei längeren Reizen dagegen steigt die Reaktionsstärke der Neurone über einen bestimmten Bereich hinweg stetig mit der Intensität des Signals an, wobei die Dynamik der Kennlinien mit der Reizdauer zunimmt (s. Abb. 22 C).

Da also bei Leptophyes der einzelne Rezeptor unter den Bedingungen der artspezifischen Reizung keine intensitätsabhängige und keine richtungsabhängige Dynamik entwickelt, muß die entsprechende Information von der Gesamtheit der tympanalen Rezeptoren codiert werden.

Um diese Forderung zu überprüfen, wurden einzelne Sinneszellen zunächst bezüglich ihrer Bestfrequenz und Empfindlichkeit charakterisiert und anschließend wurde ihre Schwelle für die auch in den Verhaltensexperimenten eingesetzten klickartigen synthetischen Weibchensignale (s. o.) bestimmt. Das entsprechende Ergebnis ist für dreizehn ver-

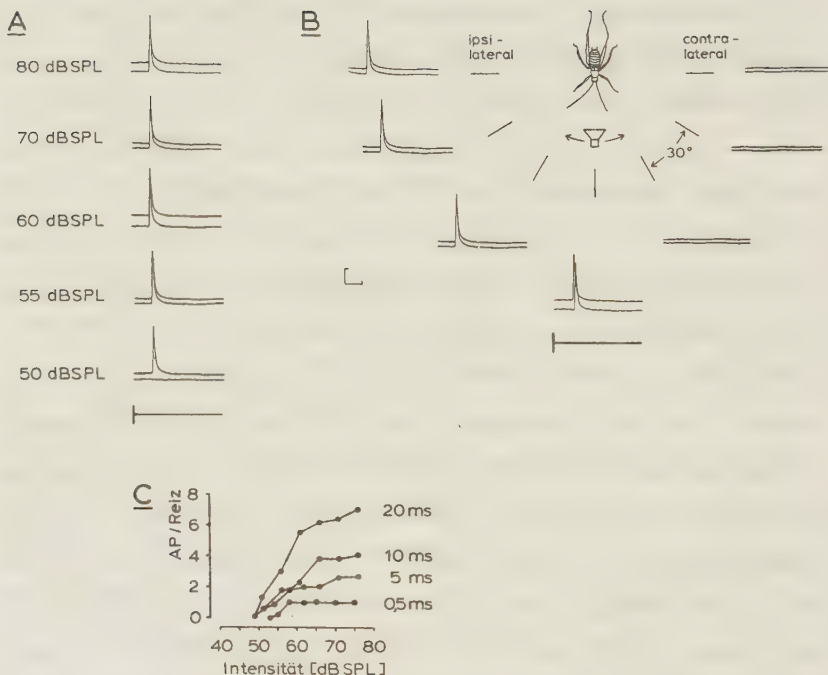


Abb. 22 A und B: Antwortverhalten eines 40 kHz-Rezeptors von *Leptophyes punctatissima* bei Reizung mit dem synthetischen Weibchensignal (Frequenz: 40 kHz; Dauer: 0,5 ms), dargestellt anhand von jeweils zwei Registrierbeispielen (der Zeitmaßstab entspricht 10 ms; der Maßstab für die Amplitude der Aktionspotentiale entspricht 20 mV). Unterhalb ist jeweils einmal der Reiz schematisch dargestellt. **A:** Intensitätsabhängigkeit. **B:** Richtungsabhängigkeit (Reizintensität: 55 dB SPL).

Beachte, daß jeder Reiz maximal mit einem Aktionspotential beantwortet wird.

C: Intensitätskennlinien eines 40 kHz-Rezeptors bei Reizen unterschiedlicher Dauer (Frequenz: 40 kHz).

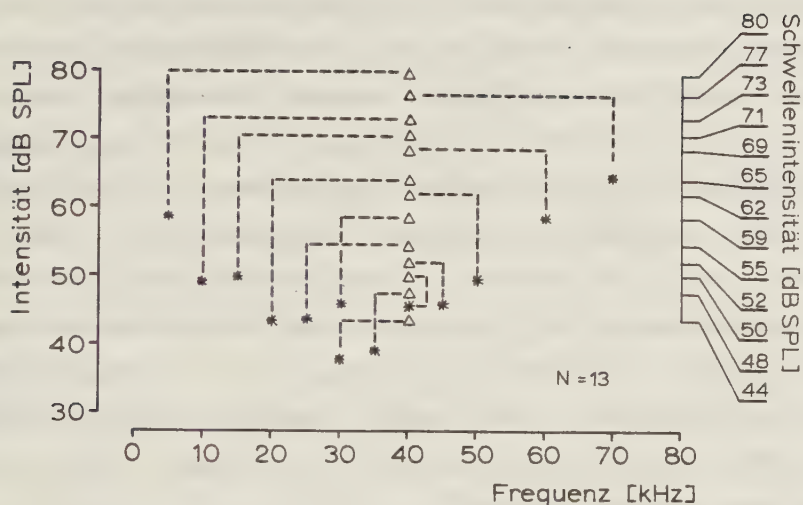


Abb. 23: Verteilung der empfindlichsten Schwellen (bei den Bestfrequenzen; *) verschiedener Rezeptoren von *Leptophyes punctatissima* (N = 13), dargestellt im Frequenz-Intensitätsfeld sowie Staffelung der Schwellen () bei Reizung mit dem synthetischen Weibchensignal (Frequenz: 40 kHz; Reizdauer: 0,5 ms). Die entsprechenden numerischen Schwellenwerte sind jeweils rechts angegeben.

schiedene Rezeptoren in Abb. 23 dargestellt: Die Rezeptoren mit Bestfrequenzen zwischen 25 kHz und 45 kHz zeigen die niedrigsten Schwellen auf diesen Reiz, sie liegen im Bereich von 44 dB bis 59 dB SPL; für Neurone mit niedrigerer und höherer Bestfrequenz nimmt die Empfindlichkeit stetig ab. Insgesamt ergibt sich somit eine durchgängige Staffe- lung der Schwellen, sodaß die Anzahl der erregten Rezeptoren mit steigender Intensität stetig zunimmt. Die Lautstärke des Signals kann somit anhand der Anzahl erregter Sinneszellen codiert werden. Da eine Änderung der Schallrichtung für das einzelne Gehörorgan entsprechend seiner Richtcharakteristik zu einer Zu- oder Abnahme der wirksamen Lautstärke führt (vergl. Abb. 20), ist gleichzeitig eine Codierung der Schallein- fallsrichtung möglich, und zwar anhand eines zentralnervösen Vergleiches der Anzahl der jeweils rechts und links erregten Rezeptorelemente. Diese können ihrerseits wie digitale Schaltelemente nur Erregung oder "Nichterregung", aber keine weitere Abstufung anzeigen.

Aus dieser Betrachtungsweise folgt, daß die auditorischen Interneurone die afferente Information eines Gehörorgans vor- nehmlich additiv abgreifen müssen, um eine zentralnervöse Richtungscodierung zu ermöglichen. Von daher wiederum ist zu erwarten, daß die richtungsempfindlichen Interneurone von Leptophyes relativ breitbandige Schwellenkurven aufweisen und somit frequenzunspezifisch sind.

Die einzelnen Rezeptoren von Tettigonia zeigen - im Gegensatz zu denen von Leptophyes - bei Reizung mit dem artspezifischen Signal eine intensitätsabhängige Dynamik. Dies ist in Abb. 24 jeweils für einen 8 kHz-Rezeptor (A), einen 20 kHz-Rezeptor (B) und einen 50 kHz-Rezeptor (C) dargestellt. Für alle

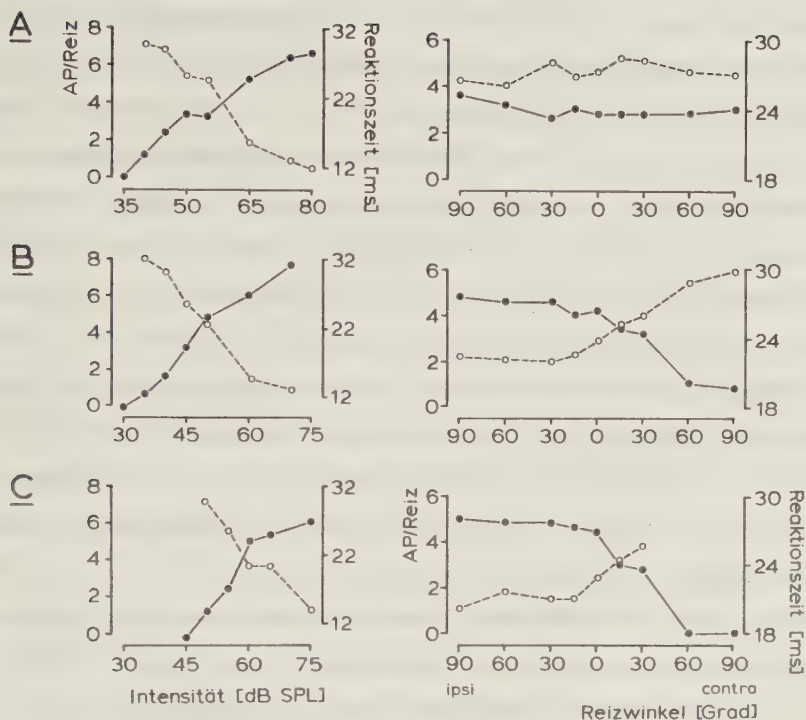


Abb. 24: Intensitäts- und richtungsabhängiges Antwortverhalten eines 8 kHz-Rezeptors (A), eines 20 kHz-Rezeptors (B) und eines 50 kHz-Rezeptors (C) von *Tettigonia cantans* bei Reizung mit dem arteigenen Laut (eine Silbe; volles Spektrum). Die linken Diagramme zeigen die Intensitätskennlinie, die rechten Diagramme die Richtungskennlinien (Reizintensität: 60 dB SPL). Die Messpunkte entsprechen jeweils dem Mittelwert für fünf sukzessive Reize. Beachte, daß der 20 kHz- und insbesondere der 50 kHz-Rezeptor im Gegensatz zum 8 kHz-Rezeptor eine deutliche Richtungsabhängigkeit in seinen Antworten zeigt.

Neurone steigt die Reaktionsstärke mit größer werdender Intensität an, während die Reaktionszeit invers dazu abnimmt. Hinsichtlich der Richtungsabhängigkeit ihrer Antworten ergeben sich für diese Neurone bei Reizung mit dem artspezifischen Signal (80 dB SPL) jedoch bemerkenswerte Unterschiede: Die Reaktionsstärke des 20 kHz- und des 50 kHz-Rezeptors nimmt bei Drehung der Schallquelle von ipsi- nach contralateral stetig ab, während die Reaktionszeit umgekehrt ebenso stetig ansteigt (B und C). Die stärkste Dynamik entwickelt dabei der 50 kHz-Rezeptor. Bei beiden Neuronen verlaufen die Richtungskennlinien am steilsten im frontalen Winkelbereich und bei Beschallung von contralateral; bei ipsilateralen Winkeln hingegen, dies wird besonders deutlich für 60° bis 90°, bleiben sie flach. Insofern folgen sie der Richtcharakteristik des Gehörorgans (s. o.). Im Gegensatz hierzu zeigt der 8 kHz-Rezeptor (A) unter den gleichen Bedingungen keinerlei Richtungs-dynamik.

Anders als die "Abbildung" der Reizintensität hängt also die Codierung der Schalleinfallrichtung des arteigenen Lautes von der Frequenzabstimmung des jeweiligen Rezeptors ab.

Dies beruht nicht auf einer jeweils eigentümlichen, größeren oder geringeren Richtungsempfindlichkeit der Neurone selbst (vergl. Rheinlaender, 1975), da die Tiefton-Rezeptoren bei Reizung mit einem synthetischen 40 kHz - Signal ebenfalls eine ausgeprägte Richtungskennlinie entwickeln; es hängt vielmehr mit den unterschiedlichen Richtcharakteristiken des Tympanalorgans für die verschiedenen Frequenzkomponenten des Naturlautes zusammen.

Um dies genauer zu überprüfen, wurde für die einzelnen Neurone nach Bestimmung ihrer Bestfrequenz die Richtcharakteristik bei Reizung mit dem Naturlaut (volles Spektrum) ge-

messen und anschließend wurde für die verschiedenen Reizwinkel die jeweilige interaurale Intensitätsdifferenz ermittelt (s. o.). Das entsprechende Ergebnis ist in Abb. 25 dargestellt: Rezeptoren mit Bestfrequenzen bis zu 15 kHz (A) reagieren am empfindlichsten auf die TF-Komponente des Signals. Demzufolge erreichen die für sie ermittelten interauralen Intensitätsdifferenzen (schraffierte Säulen) nur geringe Werte von bis zu 3 dB (Median) bei 90° lateral. Die entsprechenden Werte für die Reizung mit der TF-Komponente alleine (weiße Säulen ; vergl. Abb. 21 und Tab. 7) weichen gegenüber diesen Ergebnissen lediglich um 1 dB ab. Analog hierzu ist der Befund für die 18 kHz- bis 20 kHz-Rezeptoren, die die stärkere Richtwirkung der MF-Komponente widerspiegeln, während Rezeptoren mit Bestfrequenzen oberhalb von 25 kHz den noch schärferen Richteffekt der HF-Komponente abbilden.

Daraus folgt, daß die Rezeptoren entsprechend ihrer Frequenzabstimmung die unterschiedlichen Richtwirkungen der einzelnen Komponenten aus dem breitbandigen Stridulationssignal herausfiltern.

Somit ergibt sich für Tettigonia ein enger funktioneller Zusammenhang von Frequenzanalyse und Richtungshören. Während bei Leptophyes erwartet werden kann, daß die richtungsempfindlichen Interneurone relativ frequenzunspezifisch sind (s. o.), sollten sie bei Tettigonia gegenüber der TF-Komponente des arteigenen Signals, die nahezu keine Richtungsinformation birgt, eine scharfe Filterleistung zeigen, und vornehmlich auf hohe Frequenzen abgestimmt sein.

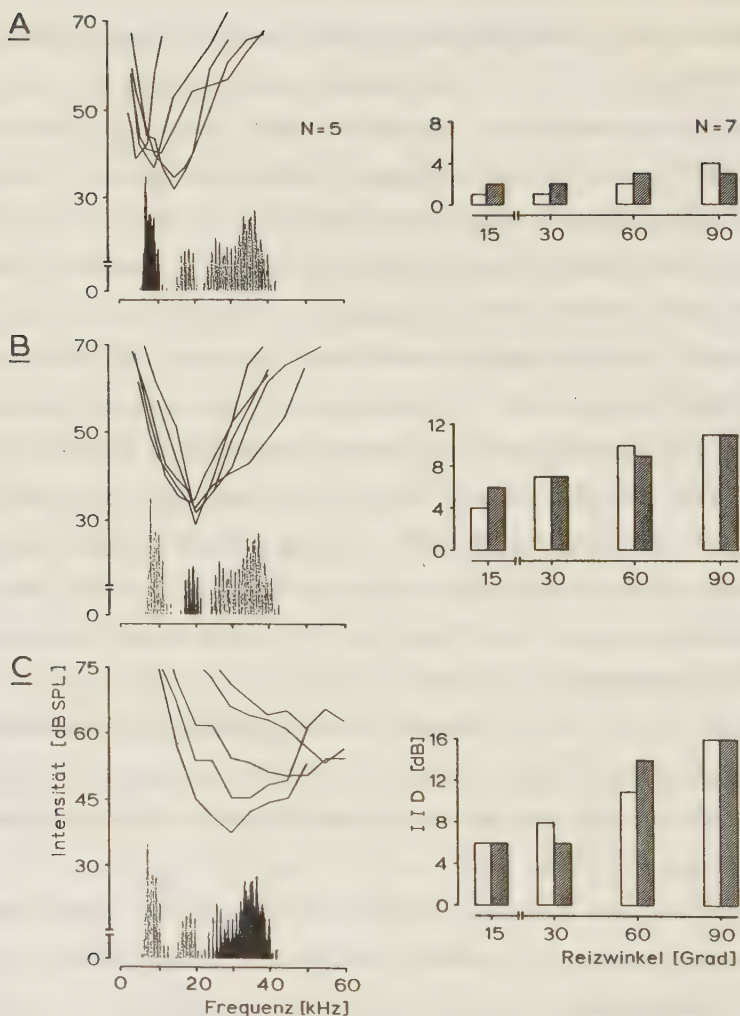


Abb. 25: Frequenzanalyse und Richtungsinformation von Kezeptoren von *Tettigonia cantans* bei Reizung mit dem arteigenen Signal (volles Spektrum). In den linken Diagrammen sind die Schwellenkurven verschiedener Rezeptoren gezeigt, die bei schwelennahen Intensitäten entweder auf die TF-Komponente (A), die MF-Komponente (B), oder die HF-Komponente (C) des Signals ansprechen.

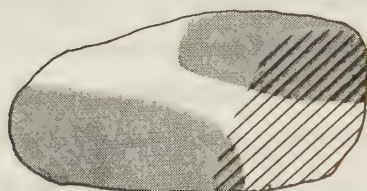
Die für die drei Rezeptorgruppen bei Reizung mit dem vollen Spektrum ermittelten interauralen Intensitätsdifferenzen - IID - (rechte Diagramme, graue Säulen) entsprechen den Werten, die für die unterschiedlichen Signalkomponenten allein ermittelt wurden (weiße Säulen; vergl. Abb. 21). Dargestellt sind jeweils die Medianwerte.

Da, wie oben gezeigt, die verschiedenen Frequenzen im auditorischen Neuropil in einer systematischen Weise repräsentiert sind, findet sich dort auch eine spezifische räumliche Verteilung der Richtungsinformation. Dies ist für Tettigonia schematisch in Abb. 26 B dargestellt. Im posterior gelegenen Projektionsbereich der Rezeptoren mit Bestfrequenzen um 20 kHz und insbesondere in der dorsalen Region der Hochtonrezeptoren treten die größten Erregungsdifferenzen zwischen der rechten und linken Neuropilhälfte auf; im ventroanterioren Bereich der Tiefton-Rezeptoren wird demgegenüber nur eine geringfügig richtungsabhängige Erregung abgebildet.

Für Leptophyes ergibt sich dagegen ein völlig anderes Bild (Abb. 26 A), das sich aus folgendem Zusammenhang erklärt: Die räumliche Repräsentation der Bestfrequenzen entspricht hier gleichzeitig einer "Schwellenverteilung" für das klickartige Weibchensignal: Die größte Empfindlichkeit ist in der posteroventralen Region des Neuropils, dem Projektionsgebiet des 30 kHz-Rezeptors, zu finden und mit zunehmender Lautstärke greift die Erregung mehr und mehr auf die Projektionsfelder von Neuronen höherer und niedrigerer Bestfrequenz über; der Erregungsbereich weitet sich somit sowohl nach dorsal als auch nach anterior aus (vergl. Abb. 19 A und B, sowie Abb. 23). Bei Drehung einer Schallquelle von der linken zur rechten Seite des Tieres nimmt die Lautstärke am linken Gehörorgan und somit die Anzahl erregter Rezeptoren der linken Seite ab; dementsprechend verengt sich die Erregungszone in der linken Neuropilhälfte mehr und mehr auf den posteroventralen Bereich, während sie sich in der rechten Neuropilhälfte umgekehrt - bedingt durch die steigende Lautstärke am rechten Gehörorgan - nach anterior und dorsal

Leptophyes punctatissima

A

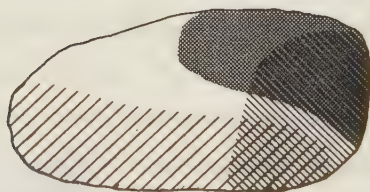


50 μm

Tettigonia cantans



B



100 μm

Abb 26: Räumliche Verteilung der Richtungsinformation im auditorischen Neuropil von Leptophyes punctatissima (A) und Tettigonia cantans (B) bei Reizung mit den jeweils arteigenen Lauten. Der Grad der Schwärzung entspricht hier jeweils dem Grad der Erregungsdifferenz zwischen linker und rechter Neuropilhälfte.

ausweitet. Demzufolge findet sich die größte Erregungsdifferenz zwischen der rechten und linken Neuropilhälfte im anteroventralen und posterodorsalen Bereich.

Es sei hier ausdrücklich darauf hingewiesen, daß diese Betrachtungsweise nur eine grobe Skizze der räumlichen Verteilung der Richtungsinformation im auditorischen Neuropil liefert, zumal sie intensitätsabhängig variiert (vergl. Römer, 1987). Dennoch läßt sich auf dieser Basis eine Hypothese über den Informationsabgriff und das dendritische Verzweigungsmuster von richtungsempfindlichen auditorischen Interneuronen machen: Dieses sollte bei Leptophyes das gesamte Neuropil abdecken, bei Tettigonia hingegen auf die posteriore und dorsale Region konzentriert sein. Diese Hypothese ist im Folgenden zu überprüfen.

3.2.3. Anatomische und physiologische Untersuchungen zur Frequenz- und Richtungsanalyse auditorischer Interneurone

Bei Leptophyes wurden acht verschiedene Interneurone, bei Tettigonia neun verschiedene Interneurone gefunden. Dabei lassen sich vier morphologische Typen unterscheiden (s. Abb. 27): Lokale auditorische Interneurone (A), die mit ihren Strukturen auf das Prothorakalganglion beschränkt sind, aufsteigende Neurone (B), die ihr Axon über die Halskonnektive vermutlich zum Gehirn entsenden, solche mit T-Struktur (C), die sowohl auf- und absteigen, und rein absteigende Neurone (D), deren Information zum Meso- oder Metathorakalganglion fließt. Auffällig ist hier, daß sich diese Neurone bei beiden Arten in der Ganzansicht weitgehend ähneln; dies gilt bezüglich der Lage ihrer Somata, ihres

Leptophyes punctatissima

Tettigonia cantans

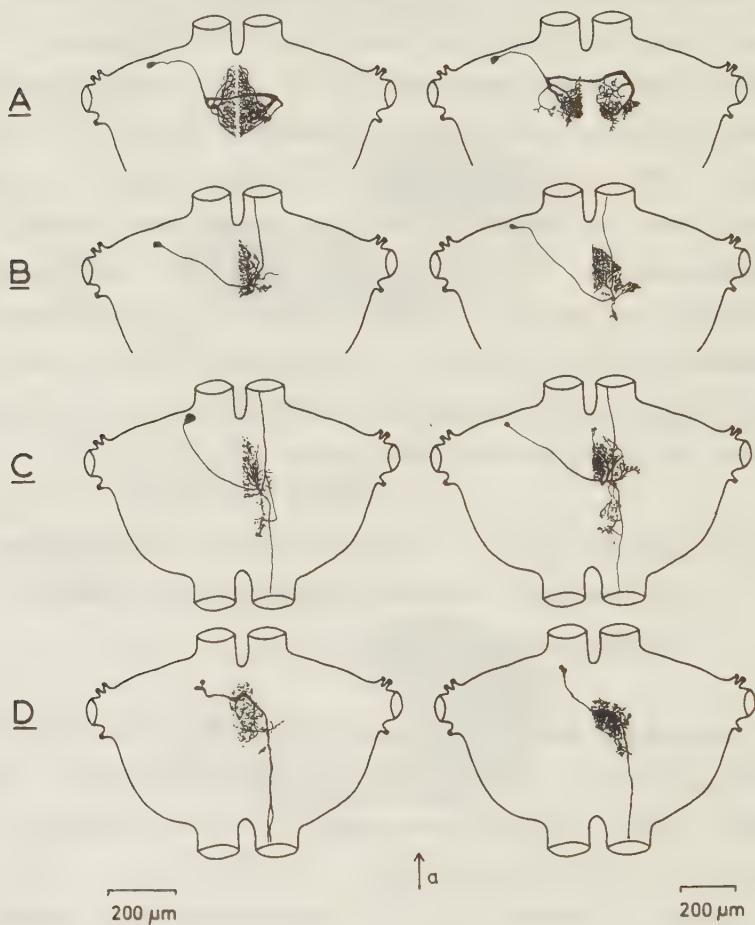


Abb. 27: Zeichnerische Rekonstruktion auditorischer Interneurone im Prothorakalganglion von Leptophyes punctatissima (links) und Tettigonia cantans (rechts).

A: Lokale Neurone; B: Aufsteigende Neurone; C: T-Fasern; D: Absteigende Neurone.

groben Verzweigungsmusters und des Verlaufs des Axons. Darüber hinaus kommen die in A - C dargestellten Neurone nach den bisherigen Befunden bei **beiden** Arten nur einmal auf jeder Hörbahnseite vor, die in D gezeigten absteigenden Neurone dagegen jeweils zweimal. Aufgrund dieser anatomischen Übereinstimmungen können all diese Elemente bei beiden Arten wohl als **homolog** betrachtet werden (vergl. Wilson et al., 1982; Bacon, 1980; Römer et al., im Druck).

Angesichts der oben besprochenen unterschiedlichen räumlichen Verteilung der Richtungsinformation in den auditorischen Neuropilen beider Arten stellt sich aber die Frage nach einer genaueren Analyse artspezifischer Unterschiede sowie nach der Frequenzverarbeitung und der richtungsabhängigen Beantwortung der artspezifischen Signale auf dieser Ebene. Letzteres soll hier insbesondere für solche Intensitäten untersucht werden, bei denen die Tiere ein winkelspezifisches Orientierungsverhalten zeigen und bei denen diese Verhaltensleistungen am ehesten vergleichbar sind: Bei Leptophyes für 80 dB SPL, bei Tettigonia für 60 dB SPL.

Abb. 28 zeigt die Struktur dreier verschiedener Neurone von Leptophyes, das Verzweigungsmuster ihrer Dendriten im Neuropil in der Sagitalsicht und die zugehörigen Schwellenkurven (zur Verdeutlichung ist in die entsprechenden Diagramme ebenfalls die Hörschwelle des gesamten Tympanalorgans als gestrichelte Linie eingetragen). Sowohl das in A dargestellte lokale Neuron als auch die T-Faser (B) füllen mit ihrem dendritischen Verzweigungsmuster das gesamte Neuropil aus. Wie aus ihren Schwellenkurven hervorgeht, greifen sie dementsprechend die Information von Rezeptoren verschiedenster Bestfrequenzen **additiv** ab und spiegeln somit die Frequenzab-

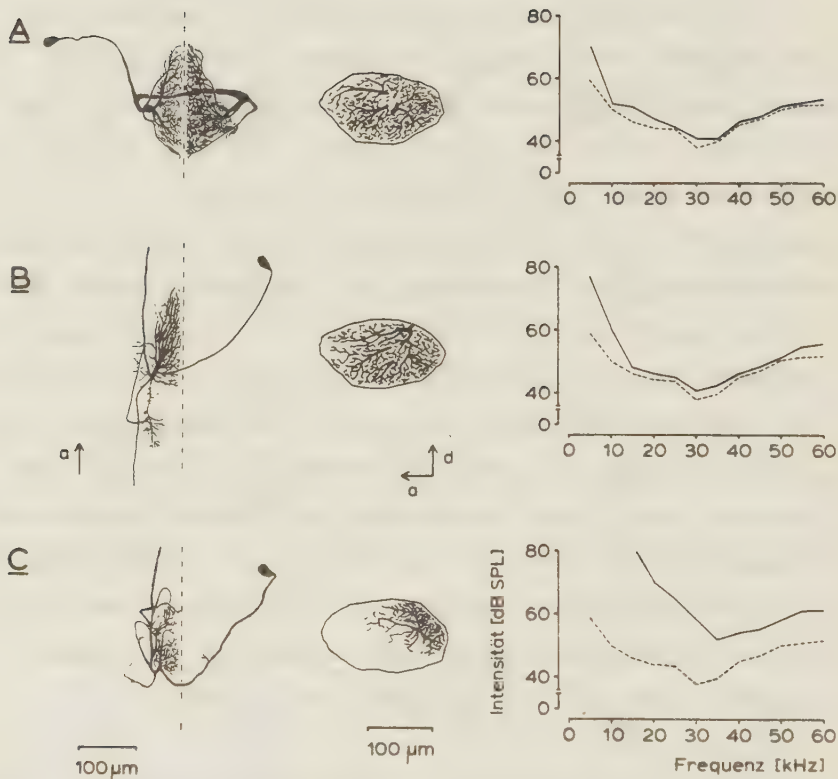


Abb. 28: Struktur dreier auditorischer Interneurone (A - C, jeweils links) im Prothorakalganglion von Leptophyes punctatissima in der Aufsicht; die gestrichelt-gepunktete Linie entspricht der Mittellinie des Ganglions. Die mittleren Diagramme zeigen die entsprechenden dendritischen Verzweigungsmuster im auditorischen Neuropil in der Sagittalsicht. Rechts sind die zugehörigen Schwellenkurven der Neurone dargestellt (durchgezogene Linien); die gestrichelte Linie gibt hier jeweils die Frequenzabstimmung des gesamten Tympanalorgans wieder.

stimmung des gesamten Ohres zumindest im schwellennahen Bereich wider.

Anders verhält es sich bei dem aufsteigenden Neuron (C): Dessen Dendriten liegen ausschließlich im posterodorsalen Projektionsbereich der Rezeptoren mit Bestfrequenzen um 30 kHz und höher. Dieser Befund findet seine Entsprechung in der Physiologie dieses Elements, da seine Schwellenkurve eine scharfe Filterung gegenüber dem gesamten Hörbereich zeigt und der Frequenzcharakteristik der Hochton-Rezeptoren folgt. Allerdings, und dies sei hier schon generell vorweggenommen, ist bei beiden Arten die Filterschärfe der Interneurone durchgängig geringer als die der Rezeptoren (vergl. Rheinlaender, 1975).

Ebenfalls im Unterschied zu Rezeptoren zeigen Interneurone von Leptophyes bei Reizung mit dem klickartigen Weibchensignal eine intensitätsabhängige Reaktionsdynamik, und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Reaktionsstärke als auch der Reaktionszeit (s. Abb. 29). Dies gilt insbesondere für das lokale Element (A), dessen Impulsaktivität die Intensität des Reizes über einen Bereich von 40 dB codiert, und für die T-Faser (B), die sich durch eine gipfelbildende Kennlinie auszeichnet, welche auf eine zentralnervöse Hemmung schließen läßt. Die Intensitätscharakteristik des aufsteigenden Neurons (C) verläuft im Gegensatz dazu sehr viel flacher, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß es die Information von vergleichsweise wenigen Rezeptoren integriert (vergl. Abb. 28 C). Entsprechend zeigt es auch keinerlei Richtungsabhängigkeit in seinem Antwortverhalten. Die Impulsaktivität des lokalen Neurons und der T-Faser (s. Abb. 29 A und B) ist demgegenüber deutlich richtungsabhängig. Sie kann jeweils insofern die winkelabhängige periphere Richtcharakteristik

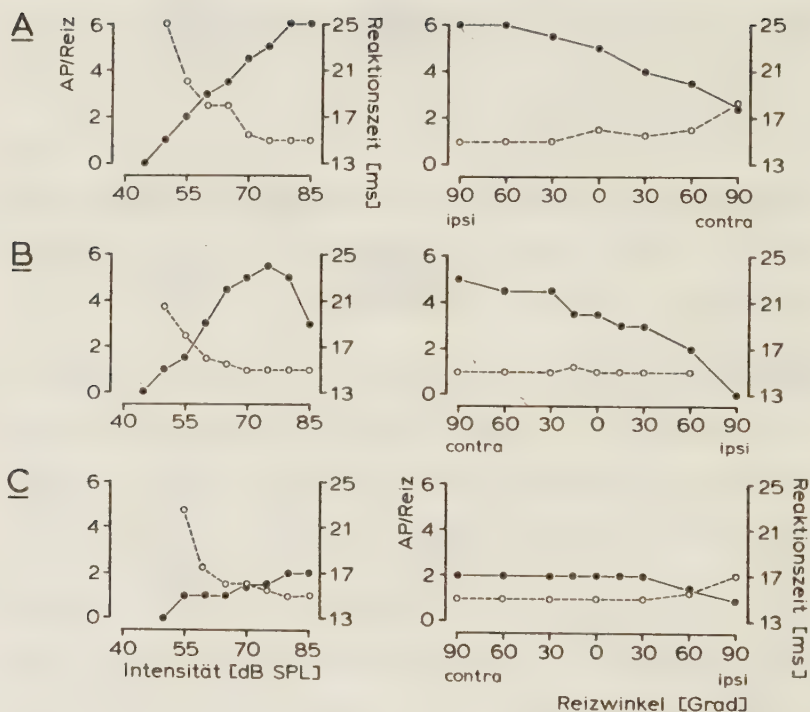


Abb. 29: Intensitätskennlinien (links) und Richtungskennlinien (rechts; Reizintensität: 80 dB SPL) der in Abb. 28 gezeigten Interneurone von *Leptophyes punctatissima* bei Reizung mit dem synthetischen Weibchensignal (Frequenz: 40 kHz; Dauer: 0,5 ms). Jeder Messpunkt entspricht dem Mittelwert für drei sukzessive Reizantworten.

widerspiegeln, als beide Neurone die Erregung vieler verschiedener Rezeptoren einer Seite additiv abgreifen (vergl. Kapitel 3.2.2.).

Bei Tettigonia seien zunächst die homologen Elemente zu der lokalen Faser und der T-Faser betrachtet (s. Abb. 30 A und B). Anders als bei Leptophyes verzweigen beide Neuronen bei dieser Art mit ihren Dendriten lediglich im posterioren und dorsalen Projektionsareal der Rezeptoren mit Bestfrequenzen oberhalb von 20 kHz. Der größere ventrale und anteriore Neuropilbereich, in dem Frequenzen unterhalb von 20 kHz repräsentiert sind, bleibt dagegen frei von ihren Verzweigungen. Analog dazu geben ihre Schwellenkurven die zusammengefasste Frequenzabstimmung der Hochton-Rezeptoren wieder, während sie im Tieftonbereich (z.B. bei 5 kHz) um bis zu 30 dB von der Hörschwelle des gesamten Ohres abweichen. Die lokale Faser und die T-Faser können hier somit als Hochton-Interneurone betrachtet werden. Bei den in Abb. 30 C und D dargestellten Elementen hingegen handelt es sich eher um Tiefton-Interneurone: Ihre dendritischen Strukturen sind nahezu ausschließlich auf die ventrale 8-12 kHz-Region (C), bzw. die anteroventrale 4-8 kHz-Region des Neuropils konzentriert. Dieser anatomische Befund findet sein physiologisches Korrelat in den zugehörigen Schwellenkurven. Bei dem aufsteigenden Neuron (C) spiegelt sich hierin die Empfindlichkeit der 8 - 25 kHz-Rezeptoren, bei der Faser in D (deren Soma liegt nicht im Prothorakalganglion) die Frequenzabstimmung der tympanalen Afferenzen mit Bestfrequenzen unterhalb von 10 kHz.

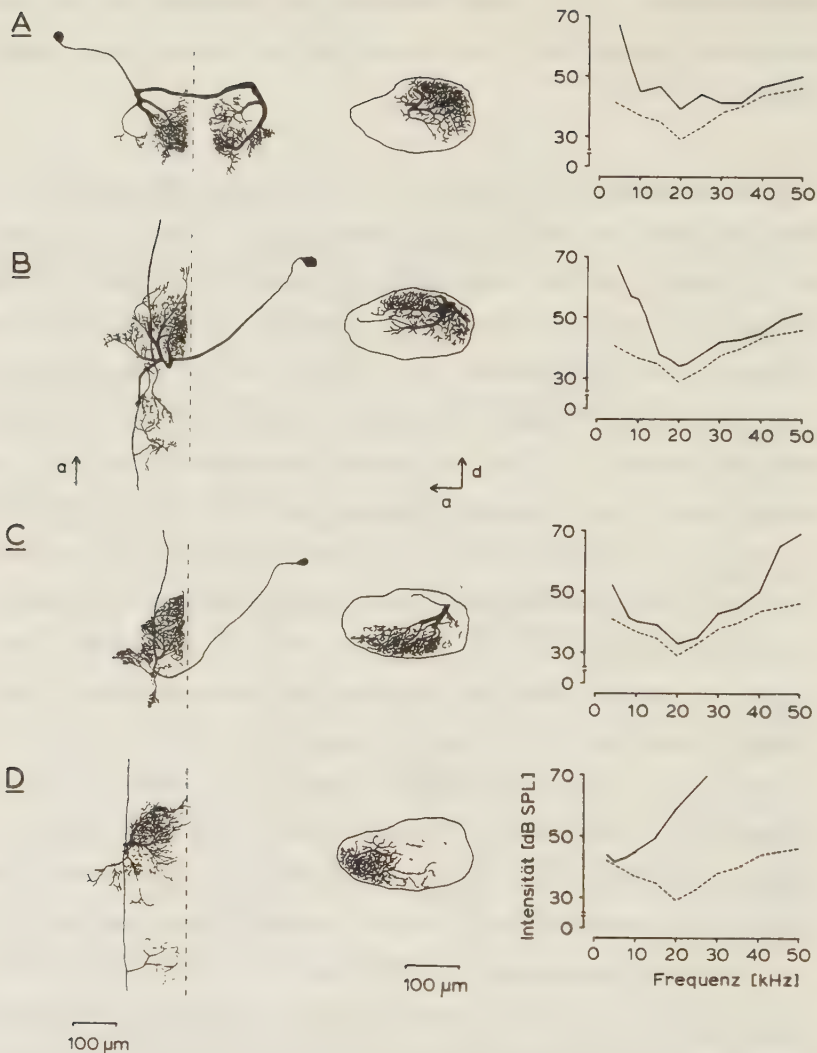


Abb. 30: Struktur von vier auditorischen Interneuronen (A - D, jeweils links) im Prothorakalganglion von *Tettigonia cantans* in der Aufsicht; die gestrichelt-gepunktete Linie entspricht der Mittellinie des Ganglions. Die mittleren Diagramme zeigen die entsprechenden dendritischen Verzweigungsmuster im auditorischen Neuropil in der Sagitalsicht. Rechts sind die zugehörigen Schwellenkurven der Neurone dargestellt (durchgezogene Linien); die gestrichelte Linie gibt hier jeweils die Frequenzabstimmung des gesamten Tympanalorgans wieder. Vergl. Abb. 28.

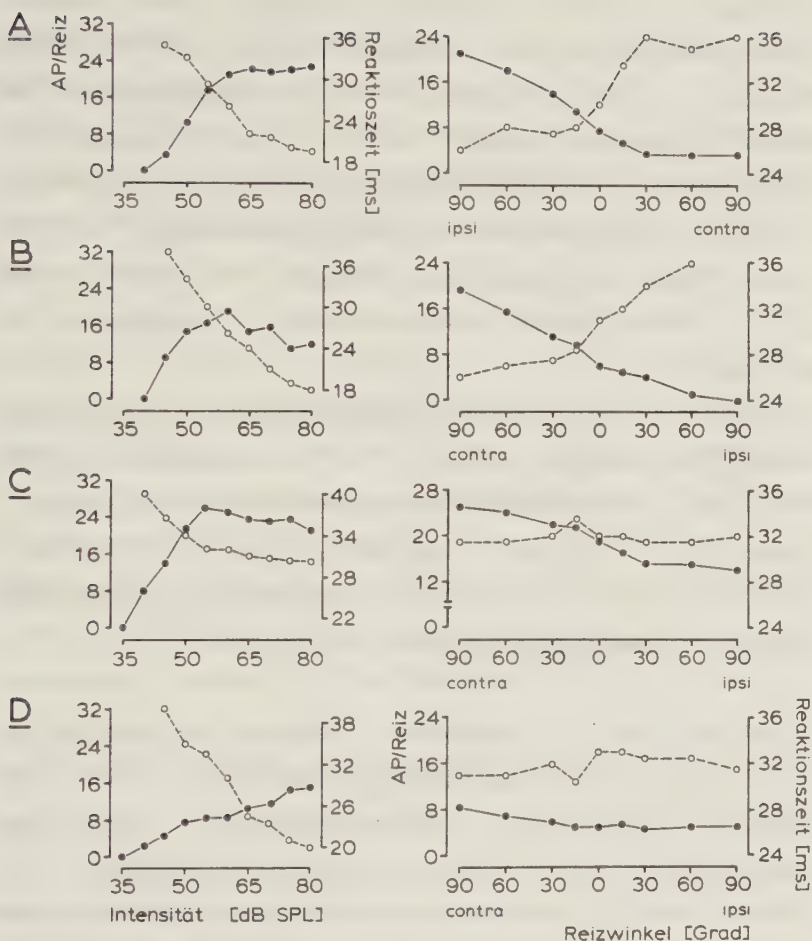


Abb. 31: Intensitätskennlinien (links) und Richtungskennlinien (rechts; Reizintensität 60 dB SPL) der in Abb. 30 gezeigten Neurone von *Tettigonia cantans* bei Reizung mit dem arteigenen Signal (volles Spektrum; Reizdauer: 150 ms). Jeder Messpunkt entspricht dem Mittelwert für drei sukzessive Reizantworten.
Vergl. Abb. 29.

Ähnlich wie bei den Tiefton-Rezeptoren ist das Antwortverhalten dieser Tiefton-Interneurone bei Reizung mit dem Stridulationssignal (volles Spektrum, 80 dB SPL) zwar deutlich intensitätsabhängig, aber nur wenig oder gar nicht richtungsabhängig (s. Abb. 31 C und D). Die Richtungskennlinien der Hochton-Interneurone dagegen (Abb. 31 A und B) zeigen einen dynamischen und winkelspezifischen Verlauf, und zwar bezüglich ihrer Reaktionsstärke und ihrer Reaktionszeit. Bei der T-Faser führt die Drehung der Schallquelle von contralateral nach ipsilateral sogar zu einer völligen Unterdrückung der Impulsaktivität.

Dies gilt zwar auch für die homologen Neurone von Leptophyes; dennoch verlaufen bei dieser Art die Richtungskennlinien der T-Faser und des lokalen Neurons flacher als bei Tettigonia (vergl. Abb. 29 A und B mit Abb. 31 A und B), was als ein Korrelat der vergleichsweise geringeren Lokalisationsleistung von Leptophyes gewertet werden kann.

Unabhängig davon ist festzuhalten, daß das lokale Neuron und die T-Faser von Tettigonia wie die homologen Elemente bei Leptophyes ausgesprochen richtungsempfindlich sind. Diese "Verwandtschaft" gilt nicht trotz der artspezifischen Unterschiede bezüglich der dendritischen Verzweigungsmuster, sie ist vielmehr dadurch bedingt: Bei beiden Arten entsprechen die Verzweigungsmuster dieser Neurone der jeweiligen räumlichen Verteilung der optimalen Richtungsinformation im Neuropil (vergl. Abb. 26).

Es läßt sich somit zusammenfassen, daß bei beiden Arten die tonotope Projektion der Rezeptoren im auditorischen Neuropil gewissermaßen eine Informationsmatrix für die Interneurone darstellt. Deren dendritisches Verzweigungsmuster bestimmt

weitgehend ihre Frequenzcharakteristik und auch ihre Richtungsempfindlichkeit.

Dennoch spiegeln die Interneurone nicht bloß das Antwortverhalten der jeweils synaptisch aufgeschalteten tympanalen Afferenzen wider; sie zeigen vielmehr darüber hinaus auch frequenz-, intensitäts- und richtungsabhängige zentralnervöse **Verarbeitungsprozesse**. So beruht bei den hier besprochenen T-Fasern beider Arten die jeweils gipfelbildende Intensitätskennlinie (s. Abb. 29 B und Abb. 31 B) auf einer zentralnervösen lateralen Inhibition, die auch bei contralateraler Beschallung bei hohen Intensitäten wirksam wird (dies zeigen Ausschaltversuche). Bei den lokalen Elementen hingegen ergibt sich in dieser Hinsicht ein artspezifischer Unterschied: Während das betreffende Neuron bei Leptophyes keinerlei inhibitorischen Eingang zeigt, finden sich bei dem homologen Element bei Tettigonia hier eine jeweils von contralateral einwirkende Tiefton- und Hochton-Inhibition (bei 5 kHz und 35 kHz; s Abb. 32 A), wobei letztere wohl besonders zur Verschärfung der Richtungsinformation beiträgt. Auch andere Interneurone von Tettigonia, wie das in Abb. 30 C dargestellte aufsteigende Element, zeigen solche frequenzspezifische Inhibitionen und zwar vorwiegend bei hohen Frequenzen (s. Abb. 32 B).

Solche ausgeprägten frequenzspezifischen zentralnervösen Verarbeitungsprozesse sind wohl neben der scharfen peripheren Frequenzauflösung die physiologische Basis für die hoch entwickelte Frequenzabhängigkeit des Verhaltens dieser Art (vergl. Kapitel 3.1.2.); bei Leptophyes hingegen konnten solche Phänomene - mit Ausnahme für die T-Faser - nicht nachgewiesen werden.

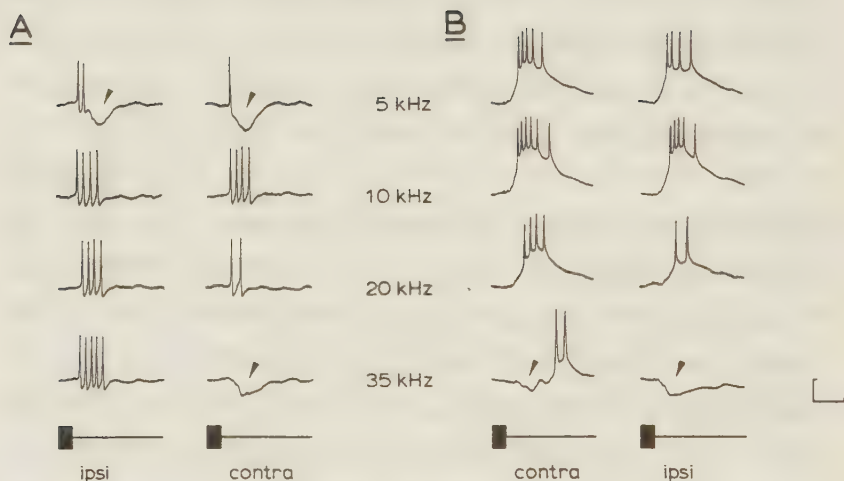


Abb. 32: Registrierbeispiele für das frequenz- und richtungsabhängige Antwortverhalten zweier auditorischer Interneurone von *Tettigonia cantans* bei Reizung mit Sinuslauten (Intensität: 15 dB oberhalb der Schwelle; Dauer: 20 ms). Der Zeitmaßstab entspricht 40 ms, der Maßstab für die Amplitude der Nervensignale entspricht 20 mV (A) bzw. 15 mV (B).

A zeigt die im contralateralen Verzweigungsbereich registrierten Antworten des in Abb. 30 A dargestellten lokalen Neurons.

B zeigt die contralateral registrierten Antworten des in Abb. 30 C dargestellten aufsteigenden Neurons.

Beachte jeweils die frequenz- und richtungsabhängige Inhibition (s. Pfeile).

Bei beiden Arten findet sich die schon für die Rezeptoren besprochene Diskrepanz zwischen "Hörschwelle" und Verhaltensschwelle auf der Ebene der Interneurone wieder: Deren größte Empfindlichkeit liegt für Reizung mit dem jeweils artspezifischen Signal bei Tettigonia zwischen 40 und 45 dB SPL (Verhaltensschwelle: 50 dB SPL), bei Leptophyes zwischen 45 und 50 dB SPL (Phonotaxisschwelle: 50 - 60 dB SPL), bei beiden Arten somit 5 - 10 dB unter der Verhaltensschwelle. Dies gilt nicht für das in Abb. 28 C dargestellte aufsteigende Neuron von Leptophyes, dessen Empfindlichkeit und Frequenzabstimmung weitgehend mit den entsprechenden Verhaltensbefunden übereinstimmt (vergl. Kapitel 3.1.2., insbes. Abb. 10). Von daher ist es wahrscheinlich, daß dieses oder ähnliche Elemente eine besondere Funktion für den Erkennungsprozess haben.

3.3 Zum direkten Vergleich zwischen der Genauigkeit phonotaktischer Orientierung und den Codierungsleistungen eines zentralnervösen auditorischen Neuronenpaares

In der bisherigen Darstellung wurden nur die Erregungsvorgänge einer Hörbahnseite betrachtet. Demgegenüber erlaubt die simultane Registrierung von Erregungsvorgängen beider Hörbahnseiten einen direkten Vergleich von zentralnervösen bilateralen Codierungsleistungen und phonotaktischer Orientierungsgenauigkeit. Hierzu wurde exemplarisch das richtungsabhängige Antwortverhalten der T-Faser der rechten und linken Hörbahnseite von Tettigonia untersucht (vergl. Kapitel 2.4.3. und Abb. 3).

In Abb. 33 ist hierzu ein Beispiel gezeigt, und zwar für zwei verschiedene Reizintensitäten. Bei Reizung mit einer Laut-

stärke von 20 dB über der Schwelle (60 dB SPL; A) wird das rechte Neuron bei Beschallung von 90° links maximal erregt und bei Drehung der Schallquelle nach rechts nimmt seine Impulsaktivität stetig ab, während die des linken Neurons invers dazu ansteigt. Demzufolge ist die Erregungsdifferenz zwischen beiden Elementen bei stark lateraler Beschallung am größten, bei Reizwinkeln nahe 0° frontal minimal oder gleich null. Gerade in diesem Bereich jedoch verlaufen die Kennlinien sehr viel steiler als bei Winkeln größer als 30°. Dieser Befund ist bei Reizung mit 10 dB über der Schwelle (B) wesentlich ausgeprägter: Hier ist die Dynamik der Kennlinien nahezu völlig auf den Bereich von 15° links bis 15° rechts beschränkt, im lateralen Winkelbereich verlaufen sie gänzlich flach. Daraus folgt, daß sich die Erregungsdifferenz zwischen beiden Neuronen im Falle der Reizung mit höherer Lautstärke über einen größeren Winkelbereich hinweg stetig ändert und somit auch für einen größeren Winkelbereich die Schalleinfallrichtung codieren kann als bei schwellennaher Reizung.

Dies entspricht der größeren Orientierungsgenauigkeit der Tiere bei mittleren Intensitäten, die ja sowohl für Tettigonia als auch für Leptophyes beobachtet werden konnte (vergl. Kapitel 3.1.4.).

Worauf beruht nun im Falle schwellennaher Reizung dieser flachere Verlauf der Richtungskennlinien bei lateralen Reizwinkel? Er spiegelt seinerseits die geringere Dynamik der Richtcharakteristik des jeweils reizzugewandten Ohres für diesen Bereich wider: Bei Drehung einer Schallquelle von ipsilateral nach frontal ändert sich nämlich der Schalldruck für das betreffende Gehörorgan nur wenig; die stärkere Änderung der Lautstärke am contralateralen Organ wird aber

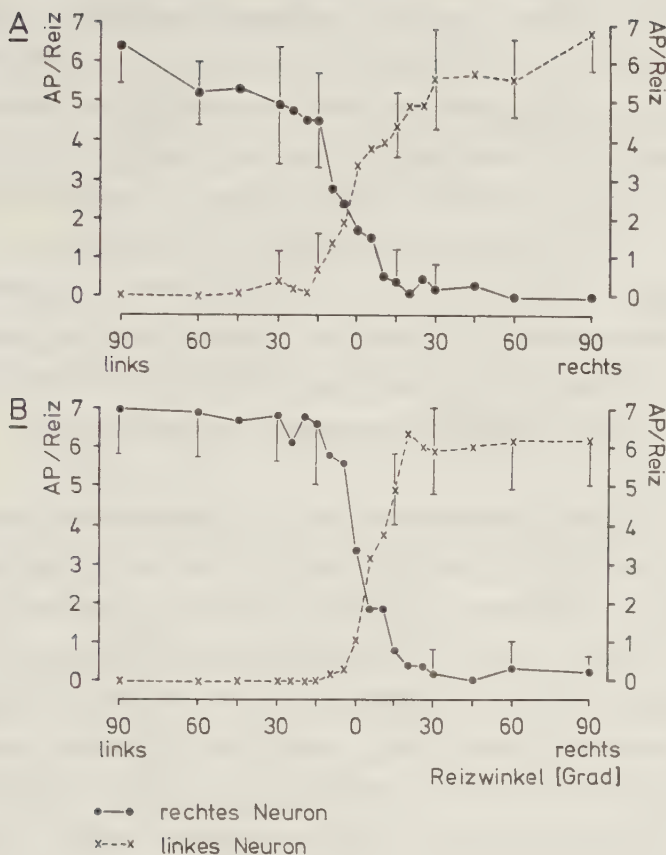


Abb. 33: Richtungsabhängigkeit der Antworten des in Abb. 3 dargestellten Neuronenpaares (vergl. auch Abb. 30 B) von *Tettigonia cantans* bei Naturlautreizung (volles Spektrum; jeweils zwei Silben pro Reiz) mit einer Intensität von 20 dB oberhalb der Schwelle (80 dB SPL; A) und von 10 dB oberhalb der Schwelle (50 dB SPL; B). Die Messpunkte stellen jeweils die Mittelwerte von zehn sukzessiven Antworten dar; die senkrechten Balken entsprechen der zugehörigen Standardabweichung. Beachte in B den steilen Verlauf der Richtungskennlinien bei frontalen Reizwinkeln (0°) sowie das richtungsindifferente Codierungsverhalten der Neurone bei Reizwinkeln größer als 15° lateral.

wegen der hohen Dämpfung nicht "gemessen" (vergl. Abb. 20 A sowie Abb. 21 B und C). Anders gesagt: Bei lateralen Schalleinfallswinkeln und schwellennaher Reizung "messen" die Interneurone immer nur den an einem Gehörorgan wirksamen Schalldruck; nur bei frontaler Position des Lautsprechers kann eine Differenzmessung durch Verrechnung exzitatorischer Einflüsse vom reizzugewandten Organ und inhibitorischer Einflüsse vom reizabgewandten Organ erfolgen, sodaß die stärkere Dynamik der Richtcharakteristiken für contralaterale Beschallung (vergl. Abb. 20, 21) mit eingeht. Von daher ist bei hinreichender Lautstärke vor allem der Einfluß des jeweils reizabgewandten Ohres per lateraler Inhibition wesentlich für die winkelspezifische Orientierungsleistung.

Um nun die Codierungsleistung des hier betrachteten Neuronenpaares quantitativ mit der phonotaktischen Orientierungsleistung vergleichen zu können, wurde bei einer Reihe von Tieren die Genauigkeit des Richtungshörens zunächst im Verhaltensexperiment und anschließend im neurophysiologischen Experiment untersucht. Das entsprechende Ergebnis ist für sechs Tiere in Abb. 34 dargestellt. Die Verhaltensversuche (A) bestätigen hier den schon besprochenen Befund, daß der mittlere Wendewinkel stetig mit dem Reizwinkel ansteigt, und daß die Beziehung zwischen beiden Parametern nicht linear ist; bei Reizwinkeln unterhalb von 45° liegen die Messpunkte nämlich vorwiegend über der gestrichelt eingetragenen Ideallinie - hier übersteuern die Tiere also -, und bei größeren Reizwinkeln liegen sie darunter - hier untersteuern die Tiere.

Die Kennlinie der bilateralen Erregungsdifferenz des untersuchten Neuronenpaares (B) zeigt einen nahezu parallelen

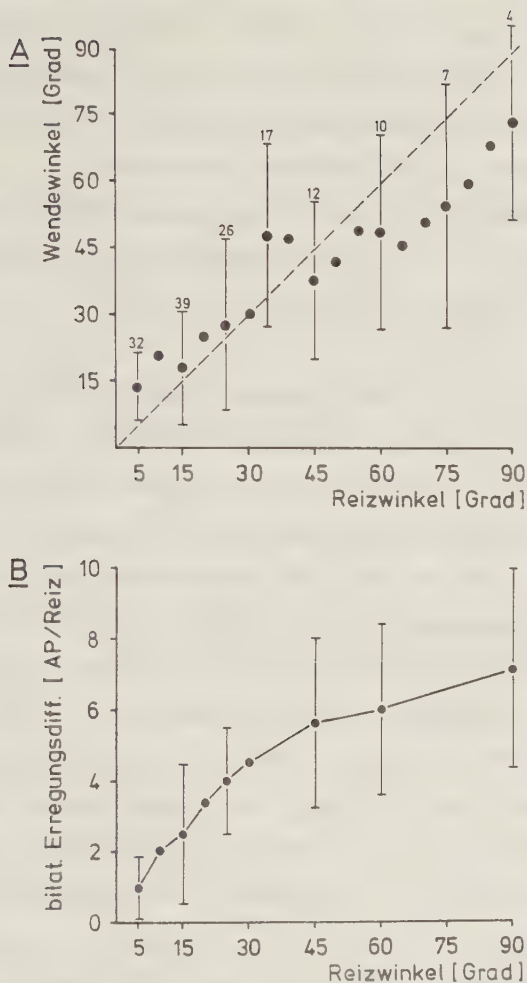


Abb. 34 : Vergleich der phonotaktischen Orientierungsleistung und der zentralnervösen Codierungsleistung des in Abb. 3 gezeigten Neuronenpaares von *Tettigonia cantans* bei Reizung mit dem Naturlaut (volles Spektrum; Intensität: 60 dB SPL).
A: Abhängigkeit der phonotaktischen Wendewinkel vom Reizwinkel (Klassenbreite: 5°). Die Messpunkte stellen die Mittelwerte von sechs Tieren dar; die senkrechten Balken entsprechen der Standardabweichung; oberhalb ist jeweils die Stichprobengröße numerisch angegeben. Als Linie einer "idealen" Winkelerorientierung ist zusätzlich die Winkelhalbierende als gestrichelte Linie eingetragen.
B: Abhängigkeit der bilateralen Erregungsdifferenz der zugehörigen Neuronenpaare derselben Individuen wie in A. Pro Tier und Reizwinkel gehen jeweils zwanzig Antworten ein. Vergl. Abb. 33.

Verlauf: Mit wachsendem Reizwinkel nimmt die Erregungsdifferenz stetig zu und codiert insofern den Schalleinfallswinkel; desweiteren folgt auch sie nicht einer linearen Funktion, sondern zeigt für Reizwinkel unterhalb von 45° eine deutlich steilere Dynamik als für größere Reizwinkel.

Hierin spiegelt sich die winkelabhängige Dynamik der peripheren interauralen Intensitätsdifferenz (vergl. Kapitel 3.2.2., s. insbes. Abb. 20, 21, Tab. 7).

Wie stellt sich nun dieser direkte Vergleich zwischen verhaltens- und neurophysiologischen Befunden an einzelnen Individuen dar? Dies ist exemplarisch für zwei Tiere in Abb. 35 gezeigt. Wie in den bisher gezeigten Beispielen, nehmen auch in diesen beiden Fällen die Wendewinkel der Tiere mit steigendem Reizwinkel zu (A und B, jeweils oberes Diagramm); dies verdeutlichen auch die für die jeweiligen Messpunkte errechneten Regressionsgeraden (gestrichelte Linie). Während diese Gerade im Falle des Tieres A die Abszisse nahezu im Nullpunkt, dem Symmetriepunkt des Koordinatensystems, schneidet, ist sie im Falle des Tieres B weit nach links verschoben und schneidet die Abszisse bei ca. 17° links. Dieses Tier zeigt also im Verhalten eine ausgesprochene Linkshändigkeit. Diese spiegelt sich insofern auf der zentralnervösen Ebene wider, als die Richtungskennlinien der beiden T-Fasern sich bei ca. 22° links schneiden (B, unteres Diagramm). Analog dazu findet das nicht oder nur leicht händige Orientierungsverhalten des Tieres A seine Entsprechung darin, daß sich hier die Richtungskennlinien der rechten und linken T-Faser nahezu im Nullpunkt schneiden. Alle sieben auf diese Weise getesteten Tiere zeigen sowohl im Verhalten als auch bezüglich des untersuchten Neuronenpaares

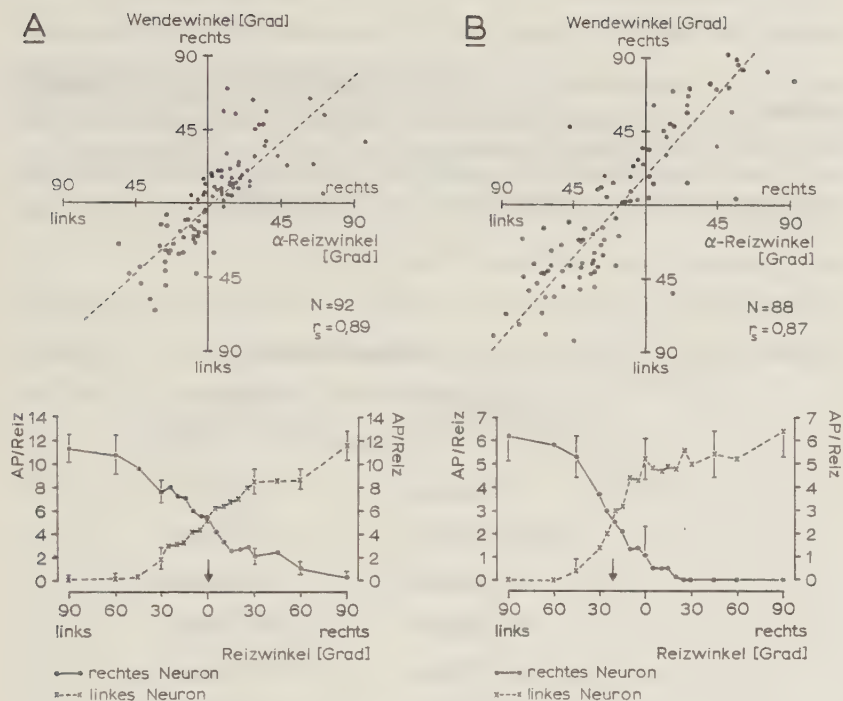


Abb. 35: Vergleich der phonotaktischen Orientierung (obere Diagramme) und der zentralnervösen Codierung der Schallrichtung (untere Diagramme) bei zwei Individuen von *Tettigonia cantans* (A und B). Die Reizintensität beträgt jeweils 60 dB SPL. In den oberen Diagrammen entsprechen die gestrichelten Linien den für die zugehörigen Messpunkte errechneten Regressionsgeraden.

Beachte, daß die Schnittpunkte der Regressionsgeraden und der Abszisse in den oberen Diagrammen mit den Schnittpunkten der Richtungskennlinien der entsprechende Neuronen in den unteren Diagrammen übereinstimmen (s. Pfeile).

Tab. 8: Symmetriepunkte des Richtungshörens von *Tettigonia cantans* (N = 7), jeweils bei den gleichen Individuen (A - G) verhaltensphysiologisch ermittelt (Schnittpunkt von Abszisse und Regressionsgeraden für Reiz- und Wendewinkel) und neurophysiologisch ermittelt (Schnittpunkt der Richtungskennlinien des jeweiligen Neuronenpaares).

Tier	Symmetriepunkt	
	verhaltens- physiologisch	neuro- physiologisch
A	3° rechts	1° rechts
B	17° links	22° links
C	4° rechts	3° rechts
D	4° links	15° links
E	4° links	11° links
F	8° links	6° links
G	2° links	16° links

eine mehr oder weniger starke Händigkeit (vergl. Tab. 8). Zwischen den jeweiligen im verhaltens- und neurophysiologischen Experiment ermittelten "Symmetriepunkten" treten dabei Differenzen von bis zu 14° auf. Das Vorzeichen der verhaltensphysiologischen Händigkeit (Links- oder Rechtshändigkeit) ist jedoch bei allen Tieren mit dem der neurophysiologischen Händigkeit identisch.

Es läßt sich somit zusammenfassen:

Die winkelspezifische Orientierungsleistung von Tettigonia wird schon auf der Ebene eines einzelnen auditorischen Neuronenpaares codiert; darüber hinaus spiegelt sich schon auf dieser relativ niedrigen Hörbahnstation die individuelle Orientierungsleistung einzelner Tiere.

4. Diskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war eine vergleichende Untersuchung des phonotaktischen Verhaltens von zwei Laubheuschreckenarten, die sich bezüglich der Schemata der intraspezifischen akustischen Kommunikation sowie der Zeitstruktur und des Frequenzgehaltes ihrer akustischen Signale weitgehend voneinander unterscheiden. Aus diesen Unterschieden ergeben sich bei beiden Arten sowohl bezüglich des Erkennungsprozesses als auch bezüglich der akustischen Orientierung unterschiedliche Bedingungen.

Deshalb wurden bei jeder Art die Bedeutung von Dauer und Frequenzgehalt der Signale für die Auslösung der Phonotaxis sowie das akustische Orientierungsverhalten und die Orientierungsgenauigkeit quantitativ untersucht.

In einer konvergenten, neurophysiologisch / neuroanatomischen Untersuchung an tympanalen Rezeptoren und Bauchmarkneuronen wurde nach den Grundlagen der jeweiligen Verhaltensleistungen und nach Anpassungen an die arteigenen Signale in der Hörbahn beider Arten gesucht.

4.1.1. Kommunikationsschema, Zeitstruktur der Signale und Erkennungsprozess

Wie bei den meisten Grillen- und Laubheuschreckenarten produzieren die Männchen von Tettigonia cantans lang anhaltende "Dauergesänge". Diese bestehen aus einer Folge von Silben, die mit einer Periode von ca. 35 ms über mehrere Sekunden bis Minuten hinweg ständig wiederholt werden (Latimer & Schatral, 1983) und durch die die stummen Weibchen angelockt werden (s. Abb. 6).

Bei Leptophyes punctatissima hingegen beantworten die Weib-

chen die nur 10 - 15 ms dauernden Männchensignale mit einem einzelnen, extrem kurzen Klick von lediglich 0,2 - 0,4 ms Dauer, und zwar nach einer Reaktionszeit von 25 - 40 ms. Diese mit einer relativ festen Verzögerung auftretenden Antworten lösen die Phonotaxis des Männchens aus (s. Abb. 4).

Ein solches Duettieren von Männchen und Weibchen findet sich auch bei anderen Phaneropteridenarten (Spooner, 1964, 1968; Heller & Helversen, 1986; bezüglich ähnlicher Verhältnisse bei Feldheuschrecken, sowie anderer Kommunikationssysteme von Arthropoden vergl. Elsner & Popov, 1978; Helversen & Helversen, 1981; Lloyd, 1981; Schüch & Barth, 1985). Wie bei vielen dieser Arten ist die Verzögerungszeit zwischen Männchengesang und Weibchenantwort auch bei Leptophyes artspezifisch und korrespondiert einem sensitiven Zeitfenster des Männchens; das heißt, die Männchen erkennen die Artzugehörigkeit ihres Partners an dessen Antwortverzögerung. Bei Leptophyes öffnet sich dieses Zeitfenster zwischen 35 und 70 ms (20° C) nach Beginn des Männchengesanges (Robinson et al., 1986; Zimmermann, pers. Mitteilung).

Aus den hier vorgestellten Befunden geht hervor, daß für den Erkennungsprozess neben der Verzögerungszeit der Weibchenantworten auch die Dauer der Weibchenantwort ein kritischer Faktor ist, da die Männchen Signale, die länger als 5 - 10 ms andauern, nicht "akzeptieren" (s. Abb. 8 A). Insofern ist der AAM der Männchen auf kurze Signale abgestimmt. Inwieweit die Parameter Antwortverzögerung und Antwortdauer bezüglich des AMMs des Männchen zusammenhängen, ob zum Beispiel die spätere Flanke des Zeitfensters dieser Limitierung "akzeptabler" Signaldauer zu Grunde liegt, ist ungeklärt.

Im Gegensatz zu Leptophyes erfordert der AAM der Weibchen von Tettigonia relativ lange Reize bzw. Reizserien. Eine Ver-

kürzung des natürlichen Männchensignals auf weniger als 300 - 600 ms führt zum Ausbleiben der Phonotaxis (s. Abb. 9 A). Wie bei anderen "Dauersängern" ist der Erkennungsprozeß hier vermutlich an das Silbenintervall und die Dauer der Silben des Männchensignals gebunden (Elsner & Popov, 1978).

Der Befund, daß der AAM von Tettigonia im Gegensatz zu dem von Leptophyes lange Reizserien erfordert, legt nahe, daß die minimale Integrationszeit des Erkennungsapparates bei dieser Art vergleichsweise länger ist. Dies ist vermutlich die Ursache dafür, daß die phonotaktischen Reaktionszeiten von Tettigonia (200 - 320 ms) signifikant länger sind als die von Leptophyes (180 - 240 ms). Hiermit stimmt überein, daß auch die Reaktionszeiten von Grillen (ca. 350 ms; Murphey & Zaretsky, 1972) und Feldheuschrecken (ca. 510 ms; Rheinlaender, 1984), die ähnlich wie Tettigonia längere Kommunikationssignale besitzen, deutlich über den für Leptophyes gefundenen Werten liegen.

Die neuronale Basis für die Erkennung der Zeitstruktur der Signale und des Interaktionsschemas ist bei den Laubheuschrecken vermutlich im Gehirn zu suchen (hinsichtl. entsprechender Befunde an Feldheuschrecken und Grillen vergl. Schildberger, 1984; Römer & Seikowski, 1985). Während die beteiligten Neurone von Tettigonia lediglich die sensorische Information filtern müssen, ist für die entsprechenden Elemente von Leptophyes eine Verrechnung des efferenten (motorischen) Signals für den Gesang des Männchens und des afferenten, sensorischen Signals für die Weibchenantwort zu fordern (bezügl. ähnlicher Verhältnisse in der visuellen Kommunikation von Leuchtkäfern vergl. Lloyd, 1981; Soucek & Carlson, 1986). Die unterschiedlichen Kommunikationsschemata

und Lautschemata setzen also unterschiedliche zentralnervöse Verarbeitungsmechanismen voraus, die sich in der Physiologie der entsprechenden Hirnneurone widerspiegeln dürften.

4.2. Zur Bedeutung des Frequenzgehaltes der Signale und der Frequenzanalyse für die Phonotaxis

4.2.1. Frequenzanalyse und Erkennungsprozess

Die akustischen Signale von Leptophyes und Tettigonia unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich ihrer Zeitstruktur, sondern auch hinsichtlich ihres Frequenzgehaltes. Dem entspricht eine unterschiedliche Frequenzselektivität des phonotaktischen Verhaltens beider Arten (auf die Bedeutung des Frequenzgehaltes der Signale und der Frequenzanalyse für die akustische Kommunikation im Biotop wird hier nicht eingegangen; siehe hierzu: Griffin, 1971; Michelsen, 1978; Lewald, 1985; Pasucha, 1986; Römer, 1986).

Das Frequenzspektrum der Signale von Leptophyes enthält ein Energiemaximum, das bei 40 kHz liegt (s. Abb. 5). Die Phonotaxis des Männchens wird demgemäß nur durch Ultraschallsignale ausgelöst. Die größte Empfindlichkeit des AAMs der Männchen wie des Antwortverhaltens der Weibchen liegt bei 40 kHz und zu höheren, insbesondere aber zu tieferen Frequenzen hin zeigen die Tiere eine Filterleistung von bis zu 20 dB / Oktave (s. Abb. 10). Aus dem Vergleich dieser verhaltensphysiologischen Befunde mit den neurophysiologischen Befunden an Rezeptoren geht hervor, daß diese Frequenzselektivität nicht auf einer entsprechenden Begrenzung des Hörbereiches, sondern auf **spezielleren Filtern** beruht. So liegt die Phonotaxisschwelle bei 20 kHz um ca. 30 - 40 dB über der physiolo-

gischen Hörschwelle ; bei 40 kHz beträgt dieser Unterschied lediglich 10 -15 dB (s. Abb. 17 A).

Auffällig ist in diesem Zusammenhang, daß das Empfindlichkeitsoptimum des Tympanalorgans gegenüber dem Energiemaximum des Frequenzspektrums der arteigenen Signale und dem Empfindlichkeitsoptimum des AAMs um eine halbe Oktave nach 30 kHz hin verschoben ist. Darüber hinaus reicht das Hörvermögen bis zu Frequenzen unterhalb von 10 kHz und erfasst somit auch den Lautbereich von räuberischen Ensifera (bezüglich ähnlicher Befunde bei Zikaden siehe Popov et al., 1987). Hierin deutet sich an, daß die Funktion des Gehörorgans nicht nur auf die intraspezifische Kommunikation beschränkt ist, sondern sich auch auf die Entdeckung von Fressfeinden erstreckt. Dies gilt in ähnlicher Weise für die meisten akustisch kommunizierenden Orthopterenarten (vergl. Hartley et al., 1974; Heller & Helversen, 1987; Belwood & Morris, 1987; Ryan & Tuttle, 1987).

Die Stridulationslaute der Männchen von Tettigonia sind im Vergleich zum Weibchensignal von Leptophyes sehr viel breitbandiger und enthalten drei diskrete Frequenzkomponenten: Eine TF-Komponente bei 8 - 10 kHz, eine MF-Komponente bei 16 - 20 kHz und eine HF-Komponente bei 30 - 45 kHz (s. Abb. 7). Da diese Komponenten, jeweils alleine getestet, Phonotaxis nur bei sehr hohen Intensitäten auslösen können, ist der AAM von Tettigonia nicht auf ein einzelnes Frequenzband abgestimmt, sondern auf den "Dreiklang" diskreter Frequenzanteile. Dies stimmt mit vergleichbaren Untersuchungen von Latimer & Lewis (1987) überein. Diese fanden darüber hinaus, daß die Weibchen in Wahlversuchen signifikant solche Signale bevorzugen, deren TF-Komponente zu tieferen Frequenzen hin verschoben ist; dabei wird hier - im Bereich von 8

kHz - eine Trennschärfe von 0,8 - 3,4 kHz erreicht. Gleichzeitig sind solche Laute attraktiver, die eine ausgeprägtere HF-Komponente aufweisen. Bei Tettigonia finden sich somit bezüglich der Frequenzabhängigkeit der Phonotaxis komplexere Verhältnisse als bei Leptophyes, die höhere neuronale Verarbeitungsleistungen erfordern.

Es läßt sich also festhalten, daß die Frequenzanalyse bei beiden Arten einen wichtigen Teil des Erkennungsprozesses darstellt (hinsichtlich ähnlicher Befunde an Grillen vergl. Hill, 1974; Moiseff et al., 1978; Latimer & Lewis, 1986). Bei den Weibchen von Leptophyes stellt sie nach bisherigem Wissen den einzigen "Erkennungsfilter" dar.

4.2.2. Physiologische und anatomische Grundlagen der Frequenzanalyse

Das Empfindlichkeitsoptimum des Tympanalorgans von Leptophyes liegt bei ca. 30 kHz, das von Tettigonia bei 20 kHz (s. Abb. 17, 19). Diese unterschiedliche Frequenzabstimmung ist vermutlich auf jeweils artspezifische Schwingungseigenschaften der Tympanalmembranen oder auf verschiedene Übertragungseigenschaften der hörrohrartigen Trachee zurückzuführen, durch die der Schall vom prothorakalen Spirakel her von innen an die Tympana gelangt.

Aus Untersuchungen an verschiedenen Laubheuschreckenarten geht hervor, daß diese innere Schalldruckkomponente um bis zu 20 dB höher ist als die, die von außen auf die Tympanalmembranen einwirkt (Lewis, 1974; Nocke, 1975; Hill & Oldfield, 1981). Diese "Verstärkungswirkung" der Trachee gilt zwar für ein relativ breites Frequenzband, ist aber jeweils auf die

Frequenzen hin optimiert, die in den arteigenen Signalen enthalten sind. Als Funktion der Frequenz bestimmt diese "Verstärkung" die Empfindlichkeit des Tympanalorgans. Insofern bietet sich hier die Vermutung an, daß die Abstimmung der Tympanalorgane von Tettigonia auf 20 kHz, von Leptophyes auf 30 kHz, auf eine maximale Verstärkungsfunktion der Trachee bei diesen Frequenzen zurückzuführen ist.

Worauf die Frequenzabstimmung der einzelnen Rezeptoren beruht, ist allerdings weitgehend unklar. Als Grundlage werden entweder bestimmte räumliche Verteilungen von Resonanzen in der Beintrachee oder auf den Tympanalmembranen angenommen (ein Überblick hierzu findet sich bei Michelsen, 1983). Auch mechanische oder elektrische Resonanzen in den Zellen selbst werden in Betracht gezogen (Oldfield, 1984; zur vergleichbaren Problematik bei Vertebraten siehe Schwartzkopff, 1958; Crawford & Fettiplace, 1981). Wichtig ist in diesem Zusammenhang, daß die Somata der tympanalen Rezeptoren innerhalb der Crista acustica in der Weise angeordnet sind, daß ihre Größe von proximal nach distal abnimmt, während ihre Bestfrequenz im gleichen Sinne ansteigt (Schwabe, 1906; Zhantiev & Korsunovskaya, 1978; Oldfield, 1985). Es findet sich hier also eine tonotope Ordnung, die eine Frequenzanalyse nach dem Ortsprinzip ermöglicht.

Die Bandbreite der Rezeptoren nimmt sowohl bei Tettigonia als auch bei Leptophyes mit steigender Bestfrequenz zu. Dennoch zeigen sich in der Filterschärfe der Rezeptoren artspezifische Unterschiede (s. Tab. 6): Während bei Tettigonia Neurone mit Bestfrequenzen unterhalb von 21 kHz schärfer abgestimmt sind als bei Leptophyes, zeigen bei dieser Art die 30 - 40 kHz-Rezeptoren signifikant engere Schwellenkurven.

Somit finden sich schon in der peripheren Frequenzanalyse artspezifische Unterschiede.

Die anatomische Analyse der zentralen Rezeptorprojektion zeigt, daß die axonalen Endverzweigungen der Afferenzen innerhalb des auditorischen Neuropils tonotop angeordnet sind (s. Abb. 19). Dieser Befund gilt sowohl für Tettigonia als auch für Leptophyes und bestätigt ähnliche Ergebnisse von Römer (1983, 1987) sowie von Römer et al. (im Druck). Insofern scheint es sich hier um eine generelle Eigenschaft von Laubheuschrecken zu handeln. Dabei treten jedoch geringfügige artspezifische Differenzen auf, die der jeweils besonderen Lage der Hörbereiche entsprechen.

Darüber hinaus zeigt sich insbesondere bei Tettigonia - bei Leptophyes ist dieser Befund nicht so ausgeprägt -, daß die Trennung der Projektionsfelder von Rezeptoren eng benachbarter Bestfrequenz im anteroventralen Tieftonbereich des Neuropils sehr viel größer ist als im posterodorsalen Hochtonbereich (s. Abb. 19). Es findet sich hier somit eine höhere "räumliche Frequenzauflösung", die zwar auch bei Leptophyes auftritt, dort aber nicht so ausgeprägt ist (hinrichtl. ähnlicher Befunde bei Fledermäusen s. Suga & Jen, 1976). Die Tatsache, daß bei Tettigonia im gesamten anteroventralen Neuropilbereich ausschließlich axonale Endverzweigungen von Rezeptoren mit Bestfrequenzen bis zu 15 kHz gefunden wurden, kann jedoch auch gleichzeitig als Hinweis auf eine größere Population von Tiefton-Rezeptoren mit gleichen oder eng benachbarten Bestfrequenzen gewertet werden (Ähnliches gilt auch für Leptophyes; bezügl. entsprechender Befunde bei anderen Laubheuschreckenarten und bei Grillen vergl. Oldfield, 1984; Oldfield et al., 1986). Im Zusammenhang mit der hohen Filtergüte der Tiefton-Rezeptoren

kann dies als Basis der verhaltensphysiologisch nachgewiesenen, relativ hohen Frequenzauflösung im Bereich der TF-Komponente des arteigenen Stridulationssignals gelten.

Da die periphere Anordnung der sensorischen Zellkörper in der Crista acustica wie besprochen einer tonotopen Ordnung folgt, erscheint die zentrale Tonotopie als eine Abbildung des sensorischen Epithels. Dieses Phänomen wurde schon für andere sensorische Systeme von Insekten beschrieben (vergl. Strausfeld, 1979; Murphey, 1981, 1983; Johnson & Murphey, 1985). Solche morphologischen "Landkarten" - wie auch das tonotop strukturierte auditorische Neuropil - stellen für den Abgriff durch die nachgeschalteten Interneurone gewissermaßen eine räumliche "Informationsmatrix" dar. So bestimmt das dendritische Verzweigungsmuster der auditorischen Interneurone von Tettigonia und Leptophyes ihre Frequenzcharakteristik (s. Abb. 28, 30). Dieser Befund läßt darauf schließen, daß diese Interneurone direkt, d.h. monosynaptisch, von Rezeptoren innerviert werden (vergl. Römer et al., im Druck; bezügl. ähnlicher Verhältnisse bei anderen sensorischen Systemen von Insekten vergl. Hausen, 1981; Bacon & Murphey, 1984).

Die Filterschärfe der auditorischen Interneurone ist - anders als bei Wirbeltieren (Schwartzkopff, 1976; Gelfand, 1981) - im Vergleich zu der der Rezeptoren nicht größer sondern geringer (s. Abb 17, 19, 28, 30). Dies stimmt mit ähnlichen Befunden von Rheinlaender (1975) an Decticus verrucivorus und von Römer (1986) an Mygalopsis marki überein, und verdeutlicht die integrative Funktion der Interneurone.

Trotz der relativ breiten Schwellenkurven der Interneurone

geht die Frequenzselektivität auf diesem Niveau der Hörbahn nicht völlig verloren: Bei einzelnen Elementen von Leptophyes findet sich hier eine Frequenzabstimmung, die der im Verhalten gefundenen Schwellenkurve für die Phonotaxis entspricht (s. Abb. 28 C); bei Tettigonia lassen sich aufsteigende Neurone und T-Fasern mit deutlich verschiedenen Bestfrequenzen unterscheiden - dies gilt insbesondere für den Frequenzbereich bis 20 kHz, wo die Frequenzselektivität der Rezeptoren und die räumliche Trennung ihrer Projektionsfelder besonders hoch sind (s. Abb. 30 C und D).

Desweiteren zeigen einige Interneurone von Tettigonia frequenzspezifische Inhibitionen (s. Abb. 32). Diese tragen jedoch nicht zu einer Verschärfung der Schwellenkurven bei (vergl. dagegen Oldfield & Hill, 1983); ihre Funktion kann eher in einer erst überschwellig effektiven Spezifizierung der Abbildung des arteigenen Gesangsmusters vermutet werden (vergl. Morris et al.; 1975; Boyan, 1984). Diese differenzierenden Verarbeitungsprozesse bilden wahrscheinlich die physiologische Grundlage für die komplexe Frequenzabhängigkeit des phonotaktischen Verhaltens von Tettigonia; ihre Bedeutung für die Richtungsanalyse wird weiter unten besprochen.

Bei Leptophyes, wo die intraspezifische Kommunikation im Gegensatz zu Tettigonia auf ein Frequenzband beschränkt bleibt, wurden solche frequenzabhängigen zentralnervösen Verarbeitungsmechanismen nicht gefunden.

Es lassen sich somit bezüglich der peripheren und der zentralnervösen Frequenzanalyse auf der Bauchmarkebene artspezifische Besonderheiten nachweisen, die mit den unterschiedlichen Signalen von Leptophyes und Tettigonia sowie mit der

unterschiedlichen Frequenzabhängigkeit des Verhaltens korrelieren. Ob und in welchem Maße das Gehirn an der zentralnervösen Frequenzanalyse beteiligt ist, muß hier offen bleiben. In einschlägigen Untersuchungen am Oberschlundganglion von Laubheuschrecken und Grillen wurden jedoch keine weiteren frequenzspezifischen Verarbeitungsprozesse gefunden (einen Überblick geben Schwartzkopff, 1976, sowie Boyan, 1984).

4.3. Akustische Orientierung und Richtungsanalyse

4.3.1. Lokalisationsgenauigkeit und Orientierungsverhalten

Aus den unterschiedlichen Signalen von Leptophyes und Tettigonia ergeben sich nicht nur unterschiedliche Konsequenzen für den jeweils artspezifischen Erkennungsprozess sondern auch für die akustische Orientierung: Während die Männchen von Leptophyes ihren Partner, das Weibchen, anhand eines extrem kurzen und schmalbandigen Signals lokalisieren müssen, können sich die Weibchen von Tettigonia unter dem Einfluß des lang anhaltenden Männchengesangs orientieren, der sich durch ein breitbandiges Frequenzspektrum mit drei diskreten Frequenzkomponenten auszeichnet. Aus dem Vergleich der Dauer der akustischen Signale und der phonotaktischen Reaktionszeiten ergibt sich, daß die phonotaktischen Wendereaktionen bei Leptophyes unter den Bedingungen des offenen Regelkreises erfolgen, da sie erst dann beginnen, wenn die Weibchenantwort erloschen ist (s. Abb. 8). Bei Tettigonia hingegen liegt möglicherweise ein geschlossener Regelkreis vor, da hier die Orientierungsbewegungen zumindest zum Teil schon einsetzen, während das Männchensignal noch andauert (s. Abb. 9). Hier

könnten also die Weibchen während der Wendebewegung ihre Drehtentenz und -stärke mit der sensorischen Rückmeldung über die sich ändernden Reizparameter abgleichen. Hierdurch wird eine Peilung und somit eine genauere Orientierung ermöglicht (Rheinlaender et al., 1979). In den hier beschriebenen Untersuchungen wurde ein Anpeilen der Schallquelle nicht beobachtet (hinsichtl. andersartiger Befunde bei Grillen und Fröschen s. Murphey & Zaretsky, 1972, sowie Rheinlaender et al., 1979). Dennoch kann bei Tettigonia eine Rückkopplung zwischen Orientierungsbewegung und sensorischem Eingang nicht ausgeschlossen werden.

Entsprechend den unterschiedlichen Kommunikationssignalen und Orientierungsbedingungen übertrifft die Orientierungsgenauigkeit von Tettigonia signifikant die von Leptophyes (s. Tab. 4, Abb. 16).

Dennoch zeigen beide Arten eine winkelspezifische Orientierung. Bei beiden Arten nehmen die Wendewinkel mit dem Reizwinkel zu und sind signifikant miteinander korreliert (s. Abb. 14, 15, 16, Tab. 3, 4). Die Beziehung von Reiz- und Wendewinkel ist jedoch nicht linear: Vielmehr untersteuern die Tiere bei lateralen Reizwinkeln, bei frontalen Reizwinkeln hingegen übersteuern sie (s. Abb. 15, 34 A, Tab. 3, 4).

Eine winkelspezifische Orientierung wurde schon für andere mechanosensitive Systeme von Insekten nachgewiesen (Murphey & Mendenhall, 1973; Camhi, 1981; bezügl. weiterer vergleichbarer Befunde an Arthropoden siehe: Brownell, 1984; Bleckmann & Lotz, 1987). Für die akustische Orientierung von Orthopteren jedoch wurde eine solche Verhaltensleistung häufiger bestritten. Dies gilt insbesondere für die Grillen

(Murphey & Zaretsky, 1972; Oldfield, 1980; Rheinlaender, 1984; vergl. demgegenüber Bailey & Thomson, 1977, sowie Schmitz et al. 1982); die Feldheuschrecken sind nach Untersuchungen von Rheinlaender (1984) nur zu einer Rechts-Links-Unterscheidung befähigt. Demgegenüber heben sich die hier untersuchten Laubheuschreckenarten durch ihre winkelspezifische Orientierung ab. Diese Verhaltensleistung ist angesichts der extrem kurze Signale insbesondere bei Leptophyes äußerst erstaunlich.

Bei beiden Arten ist die phonotaktische Orientierungsgenauigkeit intensitätsabhängig: Bei schwellemnaher Reizung ist die Korrelation von Reiz- und Wendewinkel signifikant geringer als bei mittleren Lautstärken (s. Abb. 16, Tab. 4; bezügl. ähnlicher Befunde an Grillen siehe Schmitz, 1985). Dieser Befund ist bei Leptophyes deutlicher als bei Tettigonia.

Der Intensitätsabhängigkeit der Lokalisationsgenauigkeit korrespondiert bei beiden Arten eine Intensitätsabhängigkeit des phonotaktischen Orientierungsverhaltens, die wiederum besonders stark bei Leptophyes zu Tage tritt: Bei niedrigen Intensitäten sind nicht nur die Orientierungsgenauigkeit sondern auch die Wendewinkel kleiner und das phonotaktische Mäandrieren ist weniger ausgeprägt als bei hohen Intensitäten (s. Abb. 11, 12, 13, Tab. 1; vergl. Schmitz, 1985).

Dieses Mäandrieren, aus dem ein zickzackartiger Lauf resultiert, scheint typisch für die Phonotaxis aller Orthopteren zu sein (s. Weber et al., 1981; Schmitz et al., 1982; Rheinlaender, 1984; Weber et al., 1987). Einige Autoren sehen darin eine Strategie der Tiere, frontale Reizsituation zu vermeiden, bei denen sie nicht genau entscheiden können, ob sich die Schallquelle rechts oder links von

ihnen befindet (Rheinlaender & Römer, 1980; Rheinlaender & Blätgen, 1982). Angesichts der Tatsache, daß das Mäandrieren besonders stark bei mittleren Reizintensitäten auftritt, wo beide hier untersuchten Arten eine höhere Lokalisationsleistung und - wie an Einzelbeispielen gezeigt - eine höhere Lateralisationsgenauigkeit als bei schwelennaher Reizung zeigen, ist diese Hypothese für Laubheuschrecken eher unwahrscheinlich. Demgegenüber erscheint es als näherliegend, die Ursache für das phonotaktische Mäandrieren in reizwinkelabhängigen Orientierungsfehlern, dem Über- bzw. Untersteuern zu suchen. Gegen eine Strategie zur Vermeidung frontaler Reizwinkel spricht auch Folgendes: Die Männchen von Leptophyes können bei schwelennaher Reizung nicht zwischen verschiedenen, weit lateral gelegenen Reizwinkeln unterscheiden; angesichts dieser Tatsache ist es für die Tiere eher vorteilhaft, durch kleinere Orientierungsbewegungen (Wendewinkel) stark laterale Schalleinfallswinkel zu vermeiden, da die hier gegebene geringere Lokalisationsgenauigkeit zu größeren Kursabweichungen führen kann. Durch die kleineren Wendebewegungen und durch geringeres Mäandrieren wird so die Schallquelle in einem Winkelbereich genaueren Richtungshorens gehalten. Da laterale Reizwinkel bei niedriger Reizintensität tatsächlich seltener vorkommen als frontale, erscheint es als naheliegend, daß die Tiere ihr phonotaktisches Verhalten den verschiedenen Reizsituationen anpassen.

Ähnliches deutet sich hinsichtlich der Gesangsaktivität der Leptophyes-Männchen an. Diese erhöhen ihre Gesangsrate bei niedrigen Reizintensitäten und bei Beschallung von oben - also unter Bedingungen einer erschwerten Lokalisation (s. Tab. 2). Da sich in der Folge die Häufigkeit der Weibchenantworten erhöht, wird hierdurch ein zeitlich dichter In-

formationsfluß über den Ort des Partners erreicht.

4.3.2. Periphere Grundlagen des Richtungshörens

Die Grundlage des Richtungshörens der Orthopteren ist die Abhängigkeit des an den Tympanalorganen wirksamen Schalldrucks vom Schalleinfallswinkel. Aus dieser Winkelabhängigkeit ergibt sich die Richtcharakteristik der Gehörorgane. Da der Schall bei den Laubheuschrecken sowohl von außen als auch von innen - über das prothorakale Spirakel und die hörrohrförmige Beintrachee - an die Tympanalmembranen gelangt, ist hier die Möglichkeit eines Druckgradientenempfangs gegeben. Wie aus den Untersuchungen von Hill & Oldfield (1981) hervorgeht, ist dies jedoch nur für niedrige Frequenzen der Fall. Bei höheren Frequenzen ist der Schalldruck, der von innen auf die Membranen wirkt, um bis zu 20 dB höher als der von außen einwirkende Schalldruck; hier arbeiten die Gehörorgane der Laubheuschrecken somit überwiegend als Schalldruckempfänger, dessen Richtungsempfindlichkeit im wesentlichen auf der Richtwirkung des prothorakalen Spirakels sowie der Dämpfung und / oder Streuung des Schalls durch den Tierkörper beruht.

Dem entspricht, daß die Richtcharakteristik der Tympanalorgane von Leptophyes bei frontaler und contralateraler Beschallung (40 kHz) eine starke Dynamik zeigen, bei ipsilateraler Beschallung hingegen eine flache Dynamik aufweisen. Dasgleiche gilt bei Tettigonia für die MF- und HF-Komponente des arteigenen Signals; für die LF-Komponente hingegen ergibt sich eine kreisförmige Richtcharakteristik der Gehörorgane (s. Abb. 20, 21).

Obwohl die Tympanalmembranen von Leptophyes völlig offen

liegen, die von Tettigonia hingegen nach außen durch schlitzartig geöffnete Chitinstrukturen verdeckt sind, ergeben sich also bei beiden Arten für hohe Frequenzen gleiche Richtcharakteristiken. Diese Tatsache, sowie die Kreisförmigkeit der Richtcharakteristiken für tiefe Frequenzen, macht eine besondere Funktion der Schlitzöffnungen über den Tympanalmembranen für das Richtungshören von Laubheuschrecken, wie sie von Bailey und Stephen (1978, 1984) in Anlehnung an frühe Befunde von Autrum (1940) gefordert wurde, unwahrscheinlich.

Unter der Annahme symmetrischer Verhältnisse zwischen den beiden Gehörorganen läßt sich aus der Richtcharakteristik eines Gehörorgans und seinem contralateralen Spiegelbild die Differenz der an beiden Organen wirksamen Schallintensität ermitteln. Die neuronale Auswertung dieser Intensitätsdifferenzen ist bei beiden hier untersuchten Arten die Grundlage der winkelspezifischen Orientierungsleistung. Dies ergibt sich aus der Beobachtung, daß die interaurale Intensitätsdifferenz bei Leptophyes (Reizung mit dem synthetischen Weibchensignal; Frequenz: 40 kHz) für Reizwinkel von 0° - 90° lateral stetig zunimmt und in ihrem Verlauf die Winkelabhängigkeit der Wendebewegungen spiegelt; ähnliche Befunde ergeben sich bei Tettigonia für die MF- und HF-Komponente des Männchensignals (s. Abb 20, 21, Tab. 7). Die übersteuernden Wendereaktionen bei kleinen Reizwinkeln und das Untersteuern bei größeren Reizwinkeln entsprechen demgemäß einer größeren bzw. geringeren Dynamik der interauralen Intensitätsdifferenzen.

Es zeigt sich also, daß die Orientierungsgenauigkeit von Tettigonia insbesondere von der HF-Komponente des arteigenen

Signals abhängt. Bei einer Abschwächung dieses Signalanteils - etwa aufgrund der stärkeren Dämpfung hoher Frequenzen, die bei größeren Kommunikationsdistanzen auftritt (Griffin, 1971; Michlesen, 1978; Keuper & Kühne, 1983; Lewald, 1985) - ist somit eine geringere Lokalisationsleistung zu erwarten (hinsichtl. entsprechender Befunde an Grillen s. Latimer & Lewis, 1986).

Es sei hier noch angemerkt, daß die interaurale Intensitätsdifferenz bei Feldheuschrecken - anders als bei den hier untersuchten Laubheuschreckenarten - für den Frequenzbereich der arteigenen Laute demgegenüber einen ausgesprochen flachen Verlauf zeigt; lediglich in einem sehr engen frontalen Winkelbereich entwickelt sie eine steilere Dynamik (Rheinlaender, 1984). Hieraus erklärt es sich, daß die Feldheuschrecken - anders als die hier untersuchten Laubheuschreckenarten - in ihrem Verhalten keine Winkelerkennung, sondern nur eine Rechts-Links-Unterscheidung zeigen.

4.3.3. Physiologische und anatomische Bedingungen des Richtungshörens

Bei Tettigonia filtern die einzelnen Rezeptoren entsprechend ihrer Frequenzabstimmung die Richtwirkungen der unterschiedlichen Frequenzkomponenten aus dem breitbandigen Signal heraus und bilden sie sowohl in ihrer Reaktionsstärke als auch in ihrer Reaktionszeit ab (s. Abb. 24). Beide Parameter - Reaktionsstärke und Reaktionszeit - stellen somit neuronale Codes der Richtungsverarbeitung dar, die von Interneuronen weiterverarbeitet werden können (Rheinlaender & Mörchen, 1979; Mörchen, 1980; Rheinlaender, 1984). Die dabei wirksame laterale Inhibition ist auf den Frequenzbereich der MF- und

HF-Komponente abgestimmt.

Die einzelnen Rezeptoren von Leptophyes zeigen bei Reizung mit dem extrem kurzen Weibchensignal keinerlei Richtungsdynamik. Hier kann die periphere Richtungsinformation - anders als bei Tettigonia - nur in der Anzahl erregter Rezeptoren codiert werden (s. Abb. 22, 23). Daraus ergibt sich im Vergleich zu dieser Art eine Reduzierung der Codierungskapazität, die insbesondere bei schwelennaher Reizung von Bedeutung ist, wo nur wenige Rezeptoren angesprochen werden. Hierin liegt wahrscheinlich die geringere Orientierungsgenauigkeit, sowie die stärkere Intensitätsabhängigkeit der Lokalisationsleistung von Leptophyes begründet. Hinzu kommt, daß Leptophyes insgesamt etwa ein Drittel weniger Rezeptoren besitzt als Tettigonia (Schumacher & Houtermanns, 1975). Angesichts der Tatsache, daß bei Tettigonia die Rezeptoren mit Bestfrequenzen von 15 kHz und niedriger hier kaum oder gar nicht zur Richtungsanalyse beitragen, fällt dies aber möglicherweise nicht so stark ins Gewicht.

Bei beiden hier untersuchten Arten findet sich ein enger Zusammenhang von Frequenz- und Richtungsanalyse. Bei Tettigonia ermöglicht die Frequenzselektivität der Rezeptoren eine Trennung der scharfen Richtcharakteristiken für die MF- und HF-Komponente des Naturlautes von der flachen Richtcharakteristik für die LF-Komponente (s. Abb. 25). Dementsprechend wird die winkelspezifische Richtungsinformation ausschließlich von den MF- und HF-Rezeptoren übermittelt. Aus der tonotopen Struktur des Neuropils folgt, daß sie dort im dorsoposterior gelegenen Hochtonareal abgebildet wird, während der anteroventral gelegene Tieftonbereich nicht, oder nur zu einem geringen Anteil, an der Richtungsanalyse beteiligt ist. Es findet sich hier somit eine spezifische räum-

liche Verteilung der Richtungsinformation (s. Abb. 26 B). Vor diesem Hintergrund erscheint nicht nur die Frequenzempfindlichkeit sondern auch die Richtungsempfindlichkeit der Interneurone im Wesentlichen als Funktion ihres dendritischen Verzweigungsmusters innerhalb der räumlichen Verteilung der afferenten, tympanalen Information: Die Dendriten der richtungsempfindlichen (HF-) Interneurone verzweigen demgemäß im dorsoposterioren Hochttonareal des Neuropils; LF-Interneurone, die ihre Information im anteroventralen Neuropil abgreifen, sind demgegenüber richtungsunempfindlich (s. Abb. 30, 31).

Bei Leptophyes ist die Beziehung von Frequenz- und Richtungsanalyse bedingt durch die Anpassung an die extrem kurzen Weibchensignale und die "Alles-oder-Nichts-Antwort" der Rezeptoren bei Reizung mit dem klickartigen Weibchensignal. Die richtungsempfindlichen Interneurone müssen hier die Information vieler Rezeptoren verschiedener Bestfrequenzen integrieren, um eine intensitätsabhängige und richtungsabhängige Dynamik entwickeln zu können (s. Abb. 26 A). Daraus folgt, daß sie weitgehend frequenzunselektiv sind und dementsprechend deckt ihr Dendritenbaum quasi das gesamte auditorische Neuropil ab. Frequenzselektive Interneurone hingegen, denen eine wichtige Funktion für den Erkennungsprozess zukommt, zeigen keine oder nur eine geringe Richtungs-dynamik; daraus folgt für Leptophyes eine Trennung der Informationskanäle für die Richtungsanalyse und für die frequenzabhängige Komponente des AAMs.

Es zeigt sich somit auch bei Leptophyes, daß das dendritische Verzweigungsmuster der auditorischen Interneurone innerhalb des auditorischen Neuropils deren Frequenz- und Richtungsempfindlichkeit bestimmt (s. Abb. 28, 29).

Zusammenfassend läßt sich sagen: Aus dem unterschiedlichen Codierungsverhalten der Rezeptoren bei Reizung mit den art-eigenen Signalen ergibt sich eine jeweils besondere räumliche Verteilung der Richtungsinformation im auditorischen Neuro-pil. Hieraus ergeben sich unterschiedliche Voraussetzungen für den Informationsabgriff durch auditorische Interneurone. Dementsprechend unterscheiden sich die dendritischen Verzweigungsmuster der richtungsempfindlichen Interneurone von Leptophyes und Tettigonia. Diese strukturellen Unterschiede lassen sich auch zwischen homologen Interneuronen beider Arten nachweisen (vergl. Abb. 28 A und B mit Abb. 30 A und B). Somit erscheinen sie als Anpassungen an die Bedingungen des Richtungshörens im Rahmen der artspezifischen Kommunikation.

4.3.4. Bilaterale Richtungscodierung und Händigkeit

Für die Lokalisation einer Schallquelle ist bei den Orthopteren, wie bei den meisten anderen Tiergruppen, die bin-aurale Wahrnehmung eines Schallereignisses sowie seine Verarbeitung in der rechten und linken Hörbahnhälfte eine wichtige Voraussetzung; dies zeigen Verhaltensuntersuchungen an Grillen und Feldheuschrecken, aus denen hervorgeht, daß die Tiere nach Ausschaltung eines Gehörorgans bzw. nach Durchtrennung einer Hörbahnseite (eines Konnektivs) eine Schallquelle nicht mehr oder nur erschwert lokalisieren können (Murphey & Zaretsky, 1972; Ronacher et al., 1986; auf neuronale Plastizitätsphänomene , die auch bei einohrigen Grillen eine Richtungsanalyse ermöglichen, sei hier nicht näher eingegangen; vergl. hierzu Huber, 1987). Eine Aufklärung der Grundlagen des Richtungshörens erfordert von

daher einen direkten Vergleich der phonotaktischen Orientierungsgenauigkeit mit den bilateralen zentralnervösen Codierungsleistungen. Ein solcher Vergleich ist hier erstmals vorgelegt worden. Dabei zeigen die Untersuchungen zur zentralnervösen Richtungsanalyse, die an einem Paar auditorischer Interneurone von Tettigonia durchgeführt wurden, daß die bilaterale Erregungsdifferenz dieser Elemente die im Verhalten beobachtete winkelspezifische Orientierungsleistung der Tiere widerspiegelt; die steile Dynamik der bilateralen Erregungsdifferenz im frontalen Winkelbereich entspricht dem übersteuernden Wendeverhalten, ihre flache Dynamik bei lateralen Reizwinkeln dem untersteuernden Wendeverhalten (s. Abb. 34).

Vergleicht man die Befunde zur peripheren und zur zentralnervösen Richtungs-codierung, so wird deutlich: Die Dynamik der bilateralen Erregungsdifferenz des untersuchten Neuronenpaares folgt nur bei Reizintensitäten von mehr als 10 dB oberhalb der Schwelle dem winkelabhängigen Verlauf der interauralen Intensitätsdifferenzen. Bei sehr niedrigen Intensitäten zeigt dieses Neuronenpaar über einen weiten, lateral gelegenen Winkelbereich eine nahezu völlig richtungsindifferentes Codierungsverhalten; lediglich in einem eng begrenzten, frontalen und caudalen Winkelbereich ist eine Richtungsabhängigkeit der Antworten gegeben (s. Abb 33). Diese Intensitätsabhängigkeit der zentralnervösen Richtungs-codierung läßt sich darauf zurückführen, daß eine "Errechnung" der winkelspezifischen interauralen Intensitätsdifferenz - bei der der lateralen Inhibition die entscheidende Rolle zukommt - wegen der Dämpfung des Schalles durch den Tierkörper nur bei mittleren Intensitäten für alle Reizwinkel möglich ist; bei schwelennahen Intensitäten dagegen werden

diese Interneurone lediglich im frontalen und caudalen Winkelbereich bilateral beeinflußt, sodaß hier insbesondere bei stark lateralen Schalleinfallswinkeln nur die geringe Dynamik der Richtcharakteristik des jeweils ipsilateralen Gehörorgans "gemessen" werden kann. Hierin liegt eine wichtige Erklärungsmöglichkeit für die geringere Orientierungsleistung der Laubheuschrecken bei niedrigen Intensitäten.

In der Codierungsleistung des untersuchten Neuronenpaares spiegelt sich nicht nur die - intensitätsabhängige - winkelspezifische Orientierung und das über- und untersteuernde Wendeverhalten, sondern auch individuelle Verhaltensleistungen, Händigkeiten bezüglich des phonotaktischen Wende Verhaltens (s. Abb. 35, Tab. 8). Von daher liegt es nahe, daß solche Händigkeiten ihre Ursache in peripheren oder zentralnervösen Asymmetrien des auditorischen Systems haben und nicht auf motorische Asymmetrien zurückzuführen sind (vergl. hierzu auch Hoy & Paul, 1973; Boyan, 1979; Rheinlaender & Römer, 1980; Hardt, 1983).

Desweiteren verweist dieser Befund der Korrelation von Verhaltensleistung und neuronaler Richtungs codierung an denselben Individuen darauf, daß es sich bei der Hörbahn von Laubheuschrecken um ein neuronales System handelt, welches aus relativ wenigen Elementen besteht - auf der Bauchmarksebene wurden bei Tettigonia insgesamt neun Interneurone auf jeder Hörbahnseite gefunden. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß andere, hier nicht untersuchte Neuronenpaare - als parallele Informationskanäle - die Verhaltensleistung in gleicher Weise "abbilden". Ob dem hier betrachteten Neuronenpaar eine Schlüsselfunktion für die Richtungsanalyse bzw. die Richtungsentscheidung zukommt, kann hier nicht be-

antwortet werden. Die Überprüfung dieser Frage müßte sich daran ausrichten, ob die Impulsaktivität dieses Neuronen-paares notwendig und hinreichend für die im Verhalten beobachtbare Richtungsentscheidung ist (Kupfermann & Weiss, 1978; bezüglich einschlägiger Untersuchungen an Grillen siehe Nolen & Hoy, 1984, sowie Schildberger & Hörner, 1987).

Abschließend stellt sich die Frage nach der Beteiligung anderer neuronaler Ebenen, insbesondere aber des Gehirns an der Richtungsanalyse. Die Annahme, daß dort eine weitere Verarbeitung der Richtungsinformation im Sinne einer Verschärfung stattfindet, erscheint angesichts der weitgehenden Kongruenz von Verhaltensleistung und thorakaler bilateraler Richtungs-codierung (s. Abb. 34, 35, Tab. 8) nicht als erforderlich (vergl. dagegen Rheinlaender, 1975). Ob hier oder auf anderen neuronalen Niveaus eine differenzbildende Verrechnung der bilateralen Richtungsinformation stattfindet (Erulkar, 1972), die auf einer konvergenten Verschaltung von richtungsempfindlichen Neuronen der rechten und linken Hörbahnseite beruht, müssen weitere Untersuchungen klären.

5. Zusammenfassung

1. Das phonotaktische Verhalten der Laubheuschreckenarten Leptophyes punctatissima (Phaneropteridae) und Tettigonia cantans (Tettigoniidae) sowie die jeweils spezifischen neurophysiologischen und neuroanatomischen Voraussetzungen der Frequenzanalyse und des Richtungshörens werden vergleichend untersucht. Dabei wird einerseits nach artspezifischen Unterschieden und Anpassungen an die jeweiligen Laute und andererseits nach gemeinsamen Orientierungsmechanismen der Laubheuschrecken gefragt.

2. Zur quantitativen Analyse der akustischen Orientierung wurde das Verhalten beider Arten in einer hierzu entwickelten Anordnung (Abb. 1) untersucht. In neurophysiologischen / neuroanatomischen Versuchen wurden tympanale Rezeptoren und auditorische Bauchmarkneurone überwiegend intrazellulär untersucht und mit Hilfe des Fluoreszenz-Farbstoffes Lucifer Yellow dargestellt.

3. Beide Arten unterscheiden sich hinsichtlich der Zeitstruktur ihrer Signale und hinsichtlich ihrer akustischen Kommunikationsschemata. Das Signal der Männchen von Leptophyes beantworten die Weibchen mit einem Klicksignal von 0,2 - 0,4 ms Dauer und lösen so die Phonotaxis des Partners aus (Abb. 4). Die Männchen von Tettigonia produzieren sekunden- bis minutenlange Gesänge und locken hierdurch die stummen Weibchen an (Abb. 6).

4. Den unterschiedlichen Signalen beider Arten entsprechen jeweils artspezifische Voraussetzungen für die Auslösung von Phonotaxis. Bei Leptophyes ist der AAM der Männchen auf die extrem kurzen Weibchensignale abgestimmt: Phonotaxis wird nur

durch synthetische Weibchenantworten von weniger als 10 - 20 ms Dauer ausgelöst (Abb. 8). Bei Tettigonia zeigen die Weibchen nur dann Phonotaxis, wenn die Männchensignale mindestens 300 - 600 ms andauern (Abb. 9). Die physiologischen Grundlagen der Erkennung der Zeitstruktur der Signale bzw. der akustischen Kommunikation und die artspezifischen Bedingungen der akustischen Orientierung werden diskutiert.

5. Das Frequenzspektrum der Signale von Leptophyes enthält maximale Energieanteile bei 40 kHz (Abb. 5). Dementsprechend liegt die niedrigste Phonotaxisschwelle bei 40 kHz; zu niedrigeren Frequenzen nimmt die Empfindlichkeit der Verhaltensreaktion um ca. 20 dB / Oktave ab, zu höheren Frequenzen ergibt sich eine flachere Filtercharakteristik (Abb. 10). Die Frequenzselektivität beruht nicht auf einer entsprechenden Begrenzung des physiologischen Hörbereiches (Abb. 17). Das Signal von Tettigonia enthält eine Tieftonkomponente (TF), eine mittlere Frequenzkomponente (MF) und eine Hochtonkomponente (HF) (Abb. 7). Da diese Komponenten einzeln kaum Phonotaxis auslösen, ist der AAM hier auf den "Dreiklang" der diskreten Komponenten abgestimmt.

6. Entsprechend dem jeweils besonderen Frequenzgehalt der akustischen Signale unterscheiden sich Hörbereich und Empfindlichkeitsoptimum der Gehörorgane von Leptophyes und Tettigonia (Abb. 17). Bei den einzelnen Rezeptoren finden sich artspezifische Unterschiede hinsichtlich der Frequenzselektivität (Tab. 6). Innerhalb des auditorischen Neuropils zeigen die Rezeptoren beider Arten eine tonotope Projektion (Abb. 19).

7. Das dendritische Verzweigungsmuster der Interneurone in-

nerhalb des Neuropils bestimmt ihre Frequenzempfindlichkeit (Abb. 28, 30). Im Vergleich zu den Rezeptoren wird die Frequenzselektivität auf diesem Niveau reduziert (Abb. 17, 28, 30). Nur bei Tettigonia wurden im überschwelligen Bereich frequenzspezifische Inhibitionen gefunden (Abb. 32). Deren Bedeutung wird im Zusammenhang mit der komplexeren Frequenzabhängigkeit der Phonotaxis und der Richtungsanalyse diskutiert.

8. Bei Reizung mit dem jeweils arteigenen Signal übertrifft die Orientierungsgenauigkeit von Tettigonia signifikant die von Leptophyes (Abb. 16, Tab. 4). Beide Arten zeigen eine winkelspezifische Orientierung. Allerdings übersteuern die Tiere bei frontalen Reizwinkeln, während sie bei lateraler Beschallung im Mittel untersteuern (Abb. 14, 15, Abb. 34 A, Tab. 3). Bei schwelennahen Intensitäten ist die Lokalisationsgenauigkeit geringer als bei größeren Lautstärken (Abb. 14, 16; Tab. 4).

9. Die phonotaktische Orientierung erfolgt im Sinne eines Zickzacklaufes in Richtung auf die Schallquelle (Abb. 11). Dieser Zickzacklauf ist bei höheren Intensitäten ausgeprägter (Abb. 11, 12, 13; Tab. 1). Vor dem Hintergrund der Intensitätsabhängigkeit der Lokalisationsleistung werden verschiedene Orientierungsstrategien diskutiert.

10. Die Grundlage der winkelspezifischen Orientierung ist bei beiden Arten die Winkelspezifität der interauralen Intensitätsdifferenzen. Sie sind für Reizwinkel von 0 - 90° winkelspezifisch, ihre Dynamik nimmt mit größer werdenden Reizwinkeln ab (Abb. 20; Tab. 7). Bei Tettigonia gilt dies nur für die MF und HF-Komponente, während die LF-Komponente keine oder nur eine geringe Winkelabhängigkeit zeigt (Abb. 21;

11. Bei Reizung mit dem jeweils arteigenen Signal wird die Schallrichtung von den Rezeptoren beider Arten in unterschiedlicher Weise codiert (Abb. 22, 23, 24). Daraus ergeben sich artspezifische Unterschiede bezüglich der räumlichen Verteilung der Richtungsinformation im auditorischen Neuropil (Abb. 26) sowie der dendritischen Verzweigungsmuster der richtungsempfindlichen Interneurone (Abb. 28 A und B, Abb. 30 A und B). Diese Unterschiede bedingen ihrerseits eine jeweils besondere Beziehung von Frequenzselektivität und Richtungsempfindlichkeit der Interneurone beider Arten: Bei Leptophyes sind nur frequenzunselektive Interneurone richtungsempfindlich; bei Tettigonia sind nur die MF- und HF-Interneurone richtungsempfindlich, LF-Interneurone sind weitgehend richtungsunempfindlich (Abb. 28, 29, 30, 31).

12. Die exemplarische Untersuchung an einem Neuronenpaar von Tettigonia zeigt, daß die winkelspezifische Orientierungsleistung und die Rechts- oder Links-Händigkeit von einzelnen Individuen schon auf der Ebene des Bauchmarks bilateral codiert werden (Abb. 34, 35; Tab. 8). Der Stellenwert dieses Neuronenpaares für die "Richtungsentscheidung" im Verhalten und die Beteiligung des Gehirns an der neuronalen Richtungsverarbeitung werden diskutiert.

6. Literaturverzeichnis

- Adam, L.-J. (1969) Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (*Locusta migratoria*).
Z. Vergl. Physiol. 63: 227-289
- Alexander, R.D. (1962) Evolutionary change in cricket acoustical communication.
Evolution 16: 443-467
- Altman, J.S. (1981) Functional organisation of insect ganglia.
In: Salanki, J. (ed.) Adv. Physiol Sci. Vol. 23, Neurobiology of invertebrates, Pergamon Press, New York, 537-555
- Autrum, H. (1940) Über Lautäußerung und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von *Locusta* und Versuch einer Hörtheorie für Tympanalorgane vom Locustidentyp.
Z. Vergl. Physiol. 28: 326-352
- Autrum, H. (1963) Anatomy and physiology of sound receptors in invertebrates.
In: Busnel, R.G. (ed.) Acoustic behaviour of animals, Elsevier Publ. Co., Amsterdam, 412-433
- Autrum, H., Schwartzkopff, J.; Swoboda, H. (1961) Der Einfluß der Schallrichtung auf die Tympanal-Potentiale von *Locusta migratoria* L..
Biol. Zentralblatt 80: 385-402
- Bacon, J. (1980) An homologous interneurone in a locust, a cricket and a mantid.
Verh. Dtsch. Zool. Ges.: 300
- Bacon, J., Murphey, R.K. (1984) Receptive fields of cricket giant interneurons are related to their dendritic structure.
J. Physiol. 352: 601-623
- Bailey, W.J. (1985) Acoustic cues for female choice in bushcrickets (Tettigoniidae).
In: Kalmring, K., Elsner, N. (eds.) Acoustic and vibrational communication in insects, Verlag P. Parey, Berlin, 101-110
- Bailey, W.J., Thomson, P. (1977) Acoustic orientation in the cricket *Teleogryllus oceanicus* (Le Guillou).
J. Exp. Biol. 67: 61-75
- Bailey, W.J., Stephen, R.O. (1978) Directionality and auditory slit function: A theory of hearing in bushcrickets.
Science 201: 633-634
- Bailey, W.J., Stephen, R.O. (1984) Auditory acuity in the orientation behaviour of the bushcricket *Pachysagella australis* Walker (Orthoptera, Tettigoniidae, Saginae).
Anim. Behav. 32: 816-829

- Belwood, J.J., Morris, G.K. (1987) Bat predation and its influence on calling behavior in neotropical katydids. *Science* 238: 64-67
- Blauert, J. (1974) Räumliches Hören. S. Hirzel Verlag, Stuttgart
- Bleckmann, H., Lotz, T. (1987) The vertebrate-catching behaviour of the fishing spider *Dolomedes triton* (Araneae; Pisauridae). *Anim. Behav.* 35: 641-651
- Boyan, G.S. (1979) Directional responses in the central nervous system of the cricket *Teleogryllus commodus* (Orthoptera, Gryllidae). I. Ascending interneurons. *J. Comp. Physiol.* 130: 137-150
- Boyan, G.S. (1984) Neural mechanisms of auditory information processing by identified interneurons in Orthoptera. *J. Insect Physiol.* 30: 27-41
- Brownell, P.H. (1984) Prey detection by the sand scorpion. *Sci. Am.* 251, 6: 94-105
- Camhi, J.M. (1981) The escape system of the cockroach. *Sci. Am.* 243, 6: 144-157
- Crawford, A.C., Fettiplace, R. (1981) An electrical tuning mechanism in turtle hair cells. *J. Physiol.* 312: 377-412
- Dörrscheidt, G.J., Rheinlaender, J. (1980) Computer generation of sound models for behavioural and neurophysiological experiments in insects. *J. Insect Physiol.* 26: 717-727
- Doherty, J.A. (1985) Trade-off phenomena in calling song recognition and phonotaxis in the cricket *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). *J. Comp. Physiol. A* 156: 787-801
- Dumortier, B. (1963) Ethological and physiological study of sound emissions in arthropoda. In: Busnel, R.-G. (ed.) *Acoustic behaviour of animals*, Elsevier Publ. Co., Amsterdam, 583-654
- Elsner, N., Popov, A.V. (1978) Neuroethology of acoustic communication. *Adv. Ins. Physiol.* 13: 229-355
- Erulkar, S.D. (1972) Comparative aspects of spatial localization of sound. *Physiol. Rev.* 52: 237-360
- Gelfand, S.A. (1981) *Hearing*. Marcel Dekker, Inc., New York
- Griffin, D.R. (1971) The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Anim. Behav.* 19: 55-61

- Gwynne, D.T. (1987) Sex-biased predation and the risky mate-locating behaviour of male tick-tock cicadas (Homoptera: Cicadidae).
Anim. Behav. 35: 571-578
- Hardt, M. (1983) Antworten eines akustisch aktivierbaren (bilateralen) Neuronenpaares der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* L..
Staatsexamensarbeit, Bochum
- Hartley, J.C., Robinson, D.J., Warne, A.C. (1974) Female response song in the ephippigerines *Steropleurus stali* and *Platystolus obvisus* (Orthoptera, Tettigoniidae).
Anim. Behav. 22: 382-389
- Hartley, J.C., Robinson, D.J. (1976) Acoustic behaviour of both sexes of the speckled bushcricket *Leptophyes punctatissima*.
Physiol. Entomol. 1: 21-25
- Haskel, P.T. (1961) Insect sounds.
Witherby, London
- Hausen, K. (1981) Monokulare und binokulare Bewegungsauswertung in der Lobula plate der Fliege (Monocular and binocular computation of motion in the lobula plate of the fly).
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 49-70
- Heller, K.-G., Helversen, D.v. (1986) Acoustic communication in phaneropterid bushcrickets: Species-specific delay of female stridulatory response and matching male sensory time window.
Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 189-198
- Helversen, O. v. (1979) Angeborenes Erkennen akustischer Schlüsselreize (Innate recognition of acoustic patterns and its significance for the isolation of species).
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 42-59
- Helversen, D. v., Helversen, O. v. (1981) Korrespondenz zwischen Gesang und auslösendem Schema bei Feldheuschrecken.
Nova Acta Leopoldina 245: 449-462
- Hill, K.G. (1974) Carrier frequency as a factor in phonotactic behaviour of female crickets (*Teleogryllus commodus*).
J. Comp. Physiol. 93: 7-18
- Hill, K.G., Boyan, G.S. (1977) Sensitivity to frequency and direction of sound in the auditory system of crickets (*Gryllidae*).
J. Comp. Physiol. 121: 79-97
- Hill, K.G., Oldfield, B.P. (1981) Auditory function in Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera).
J. Comp. Physiol. 142: 169-180
- Hoy, R.R., Paul, R.C. (1973) Genetic control of song specificity in crickets.
Science 180: 82-84

- Hoy, R.R., Hahn, J., Paul, R.C. (1977) Hybrid cricket auditory behavior: Evidence for genetic coupling in animal communication.
Science 195: 82-84
- Huber, F. (1980) Zoologische Grundlagenforschung aus der Sicht eines Insektenbiologen (Basic research from the viewpoint of an insect biologist).
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 12-37
- Huber, F. (1987) Plasticity in the auditory system of crickets: Phonotaxis with one ear and neuronal reorganization within the auditory pathway.
J. Comp. Physiol. A 161: 583-604
- Huber, F., Thorson, J. (1985) Cricket auditory communication.
Sci. Am. 253, 6: 46-69
- Huber, F., Kleindienst, H.-U., Weber, T., Thorson, J. (1984) Auditory behavior of the cricket. III. Tracking of male calling song by surgically and developmentally one-eared females, and the curious role of the anterior tympanum.
J. Comp. Physiol. A 155: 725-738
- Johnson, S.E., Murphey, R.K. (1985) The afferent projection of mesothoracic bristle hairs in the cricket *Acheta domestica*.
J. Comp. Physiol. A 156: 369-379
- Kalmring, K., Lewis, B., Eichendorf, A. (1978) The physiological characteristics of the primary neurons of the complex tibial organ of *Decticus verrucivorus* L. (Orthoptera, Tettigoniidae).
J. Comp. Physiol. 127: 109-127
- Keuper, A., Kühne, R. (1983) The acoustic behaviour of the bushcricket *Tettigonia cantans*. II. Transmission of airborne-sound and vibration signals in the biotope.
Behav. Processes 8: 125-145
- Knudsen, E.I., Konishi, M. (1978) Space and frequency are represented separately in auditory midbrain of the owl.
J. Neurophysiol. 4: 870-884
- Konishi, M. (1977) Spatial localization of sound
In: Bernard, S. (ed.) Dahlem workshop on recognition on complex acoustic signals, Abakon Verlagsgesellschaft, Berlin, 127-143
- Kupfermann, I., Weiss, K.R. (1978) The command neuron concept.
Behav. Brain Sci. 1: 3-38
- Latimer, W., Schatral, A. (1983) The acoustic behaviour of the bushcricket *Tettigonia cantans*. I. Behavioural responses to sound and vibration.
Behav. Processes 8: 113-124

- Latimer, W., Lewis, D.B. (1986) Song harmonic content as a parameter determining acoustic orientation behaviour in the cricket *Teleogryllus oceanicus* (Le Guillou).
J. Comp. Physiol. A 158: 583-591
- Latimer, W., Sippel, M. (1987) Acoustic cues for female choice and male competition in *Tettigonia cantans*.
Anim. Behav. 35: 887-900
- Lewald, J. (1985) Freilanduntersuchungen an akustischen Interneuronen der Laubheuschrecke *Tettigonia viridissima* L.
Diplomarbeit, Bochum
- Lewis, B.D. (1974) The physiology of the tettigoniid ear.
I.-IV.
J. Exp. Biol. 40: 821-869
- Lewis, D.B. (1983) Directional cues for auditory localization.
In: Lewis, D.B. (ed.) Bioacoustics, a comparative approach, Academic Press, London, 233-257
- Lienert, G.A. (1973) Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. I. & II.
Verlag Anton Hain, Meisenheim am Glan
- Lloyd, J.E. (1981) Mimicry in the sexual signals of fireflies.
Sci. Am. 245, 7: 111-117
- Marquart, V. (1985) Auditorische Interneurone im thorakalen Nervensystem von Heuschrecken: Morphologie, Physiologie und synaptische Verbindungen.
Dissertation, Bochum
- Michelsen, A. (1978) Sound perception in different environments.
In: Ali, M.A. (ed.) Sensory ecology, Plenum Publ. Co., New York, 345-364
- Michelsen, A. (1983) Biophysical basis of sound communication.
In: Lewis, D.B. (ed.) Bioacoustics, a comparative approach, Academic Press, London, 3-38
- Michelsen, A., Larsen, O.N. (1978) Biophysics of the ensiferan ear. I. Tympanal vibrations in bushcrickets (Tettigoniidae) studied with laser vibrometry.
J. Comp. Physiol. 123: 193-203
- Miller, L.A. (1977) Directional hearing in the locust *Schistocerca gregaria*.
J. Comp. Physiol. 119: 85-89
- Mörchen, A. (1980) Spike count and response latency - Two basic parameters encoding sound direction in the CNS of insects.
Naturwissenschaften 67: 468

- Moiseff, A., Pollack, G.S., Hoy, R.R. (1978) Steering responses of flying crickets to sound and ultrasound: Mate attraction and predator avoidance.
Proc. Natl. Acad. Sci. USA 8: 4052-4056
- Morris, G.K., Kerr, G.E., Gwynne, D.T. (1975) Calling song function in the bog katydid *Metrioptera sphangorum* (F. Walker) (Orthoptera, Tettigoniidae): Female phonotaxis to normal and altered song.
Z. Tierpsychol. 37: 502-514
- Murphey, R.K. (1981) The structure and development of a somatotopic map in crickets: The cercal afferent projection.
Dev. Biol. 88: 236-246
- Murphey, R.K. (1983) Maps in the insect nervous system, their implications for synaptic connectivity and target location in the real world.
In: Huber, F., Markl, H. (eds.) Neuroethology and behavioral physiology, Springer Verlag, Berlin, 176-188
- Murphey, R.K., Zaretsky, M.D. (1972) Orientation to calling song by female crickets *Scapsipedus marginatus* (Gryllidae).
J. Exp. Biol. 58: 335-352
- Murphey, R.K., Mendenhall, B. (1973) Localization of receptors controlling orientation to prey by the back swimmer *Notonecta undulata*.
J. Comp. Physiol. 84: 19-30
- Nocke, H. (1975) Physical and physiological properties of the tettigoniid ("grasshopper") ear.
J. Comp. Physiol. 100: 25-57
- Nolen, T.G., Hoy, R.R. (1984) Initiation of behavior by single neurons: The role of behavioral context.
Science 226: 982-993
- Oedekoven, C. (1986) Zur Ontogenese des Antwortverhaltens von Laubheuschreckenweibchen auf den arteigenen Männchengesang (*Leptophyes punctatissima*, BOSC.).
Staatsexamensarbeit, Bochum
- Oldfield, B.P. (1980) Accuracy of orientation in female crickets, *Teleogryllus oceanicus* (Gryllidae): Dependence on song spectrum.
J. Comp. Physiol. 141: 93-100
- Oldfield, B.P. (1983) Central projections of primary auditory fibres in Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera).
J. Comp. Physiol. 151: 389-395
- Oldfield, B.P. (1984) Physiology of auditory receptors in two species of Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera). Alternative tonotopic organisations of the auditory organ.
J. Comp. Physiol. A 155: 689-696
- Oldfield, B.P. (1985) The tuning of auditory receptors in bushcrickets.
Hearing Res. 17: 27-35

- Oldfield, B.P., Hill, K.G. (1983) The physiology of ascending auditory interneurons in the tettigoniid *Caedicia simplex* (Orthoptera: Ensifera): Response properties and a model of integration in the afferent auditory pathway. *J. Comp. Physiol.* 152: 495-508
- Oldfield, B.P., Kleindienst, H.U., Huber, F. (1986) Physiology and tonotopic organization of auditory receptors in the cricket *Gryllus bimaculatus* DeGeer. *J. Comp. Physiol.* A 159: 457-464
- O'Neill, W.E., Suga, N. (1982) Encoding of target range and its representation in the auditory cortex of the mustached bat. *J. Neuroscience* 1: 17-31
- Pasucha, U. (1986) Das Hörvermögen der Laubheuschrecke *Tettigonia viridissima* L. unter akustisch gestörten Bedingungen: Eine neurophysiologische Analyse. Staatsexamensarbeit, Bochum
- Pollack, G.S., Hoy, R.R. (1979) Temporal pattern as a cue for species-specific calling song recognition in crickets. *Science* 204: 429-432
- Popov, A.V., Sergeieva, M.V. (1987) Sound signalization and hearing in the baikal cicada *Cicadetta Yezoensis* (Homoptera, Cicadidae). *Zool. J.* 66: 681-693
- Pumphrey, R.J., Rawdon-Smith, A.F. (1939) Frequency discrimination in insects: A new theory. *Nature* 143: 806-807
- Regen, J. (1913) Über die Anlockung des Weibchens von *Gryllus campestris* L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.* 155: 193-200
- Rehbein, H.G. (1973) Experimentell-anatomische Untersuchungen über den Verlauf der Tympanalnervenfasern im Bauchmark von Feldheuschrecken, Laubheuschrecken und Grillen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 184-189
- Rheinlaender, J. (1975) Transmission of acoustic information at three different neuronal levels in the auditory system of *Decticus verrucivorus* (Tettigoniidae, Orthoptera). *J. Comp. Physiol.* 97: 1-55
- Rheinlaender, J. (1984) Das akustische Orientierungsverhalten von Heuschrecken, Grillen und Fröschen: Eine vergleichende verhaltensphysiologische Untersuchung. Habilitationsschrift, Bochum
- Rheinlaender, J., Kalmring, K., Popov, A.V., Rehbein, H.-G. (1976) Brain projections and information processing of biologically significant sounds by two large ventral-cord neurons of *Gryllus bimaculatus* DeGeer (Orthoptera, Gryllidae). *J. Comp. Physiol.* 110: 251-269

- Rheinlaender, J., Mörchen, A. (1979) "Time-intensity trading" in locust auditory interneurons.
Nature 281: 672-674
- Rheinlaender, J., Gerhardt, H.C., Yager, D.D., Capranica, R.R. (1979) Accuracy of phonotaxis by the green treefrog (*Hyla cinerea*).
J. Comp. Physiol. 133: 247-255
- Rheinlaender, J., Römer, H. (1980) Bilateral coding of sound direction in the CNS of the bushcricket *Tettigonia viridissima* L. (Orthoptera, Tettigoniidae).
J. Comp. Physiol. 140: 101-111
- Rheinlaender, J., Blätgen, G. (1982) The precision of auditory lateralization in the cricket *Gryllus bimaculatus*.
Physiol. Entomol. 7: 209-218
- Rheinlaender, J., Hardt, M., Robinson, D.J. (1986) The directional sensitivity of a bushcricket ear: A behavioural and neurophysiological study of *Leptophyes punctatissima*.
Physiol. Entomol. 11: 309-316
- Robinson, D.J., Rheinlaender, J., Hartley, J.C. (1986) Temporal parameters of male-female sound communication in *Leptophyes punctatissima*.
Physiol. Entomol. 11: 317-323
- Römer, H. (1983) Tonotopic organisation of the auditory neuropile in the bushcricket *Tettigonia viridissima*.
Nature 306: 60-62
- Römer, H. (1986) Die akustische Interaktion zwischen Männchen der Laubheuschrecke *Mygalopsis marki* im Habitat: Eine verhaltensphysiologische sowie neurophysiologisch / neuroanatomische Untersuchung.
Habilitationsschrift, Bochum
- Römer, H. (1987) Representation of auditory distance within a central neuropil of the bushcricket *Mygalopsis marki*.
J. Comp. Physiol. A 161: 33-42
- Römer, H., Rheinlaender, J., Dronse, R. (1981) Intracellular studies on auditory processing in the metathoracic ganglion of the locust.
J. Comp. Physiol. 144: 305-312
- Römer, H., Dronse, R. (1982) Synaptic mechanisms of monaural and binaural processing in the locust.
J. Insect Physiol. 28: 365-370
- Römer, H., Rheinlaender, J. (1983) Electrical stimulation of the tympanal nerve as a tool for analysing the responses of auditory interneurons in the locust.
J. Comp. Physiol. 152: 289-296
- Römer, H., Seikowski, U. (1985) Responses to model songs of auditory neurons in the thoracic ganglia and brain of the locust.
J. Comp. Physiol. A 156: 845-860

- Römer, H., Marquart, V., Hardt, M. The organization of a sensory neuropil in grasshoppers and bushcrickets. J. Comp. Neurol., im Druck
- Ronacher, B., Helversen, D.v., Helversen, O.v. (1986) Routes and stations in the processing of auditory directional information in the CNS of a grasshopper, as revealed by surgical experiments. J. Comp. Physiol. A 158: 363-374
- Ryan, M.J., Tuttle, M.D. (1987) The role of prey generated sounds, vision and echolocation in prey localization by the african bat *Cardioderma* Cor (*Megadermatidae*). J. Comp. Physiol. A 161: 59-66
- Sachs, L. (1983) Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden. Springer Verlag, Berlin
- Schatral, A., Latimer, W., Broughton, B. (1984) Spatial dispersion and agonistic contacts of male bush crickets in the biotope. Z. Tierpsychol. 65: 201-214
- Schildberger, K. (1984) Temporal selectivity of identified auditory neurons in the cricket brain. J. Comp. Physiol. A 155: 171-186
- Schildberger, K., Hörner, M. (1987) Deactivation of cricket auditory neurons during phonotaxis. In: Elsner, N., Creutzfeld, O. (eds.) New frontiers in brain research, Proceedings of the 15th Göttingen neurobiology conference, Thieme Verlag, Stuttgart, 83
- Schmitz, B. (1985) Phonotaxis in *Gryllus campestris* L. (Orthoptera, Gryllidae). III. Intensity dependence of the behavioural performance and relative importance of tympana and spiracles in directional hearing. J. Comp. Physiol. A 156: 165-180
- Schmitz, B. Scharstein, H., Wendler, G. (1982) Phonotaxis in *Gryllus campestris* L. (Orthoptera, Gryllidae). I. Mechanisms of acoustic orientation in intact female crickets. J. Comp. Physiol. 148: 431-444
- Schöne, H. (1980) Orientierung im Raum. Formen und Mechanismen der Lenkung des Verhaltens im Raum bei Tier und Mensch. Wiss. Verlagsgesellschaft, Stuttgart
- Schüch, W., Barth, F.G. (1985) Temporal patterns in the vibratory courtship signals of the wandering spider *Cupiennus salei* Keys. . Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 263-271
- Schumacher, R., Houtermanns, B. (1975) Vergleich des primären Rezeptorbereiches der tympanalen und atympanalen Skolopalogane von 14 mitteleuropäischen Laubheuschreckenarten (Orthoptera: Tettigoniidae). Entomol. Germ.: 97-104

- Schwabe, J. (1906) Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren.
Zoologica 20: 1-154
- Schwartzkopff, J. (1958) Über nervenphysiologische Resonanz im Acusticus-System des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus Shaw).
Z. Naturforschg. 13b, 4: 205-208
- Schwartzkopff, J. (1962) Die akustische Lokalisation bei Tieren.
In: Autrum et al. (eds.) Ergebnisse der Biologie XXV,
Springer Verlag, Berlin, 136-176
- Schwartzkopff, J. (1969) Die Verarbeitung von akustischen Nachrichten im Gehirn von Tieren verschiedener Organisationshöhen.
In: Brandt, L. (ed.) Arbeitsgemeinschaft für Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen, Westdeutscher Verlag, Köln und Opladen, 7-46
- Schwartzkopff, J. (1974) Mechanoreception
In: Rockstein, M. (ed.) The physiology of insects,
Academic Press, New York, 273-352
- Schwartzkopff, J. (1976) Physiologische und morphologische Grundlagen der zentralen Verarbeitung von Gehörsinformation (Physiological and morphological base of central-nervous processing of auditory information).
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 140-155
- Seymour, C., Lewis, B., Larsen, O.N., Michelsen, A. (1978) Biophysics of the ensiferan ear. II. The steady-state gain of the hearing trumpet in bushcrickets.
J. Comp. Physiol. 123: 205-216
- Soucek, B., Carlson, A.D. (1986) Brain windows in fireflies communication.
J. Theor. Biol. 119: 47-65
- Spooner, J.D. (1964) The texas bushcricket - its sounds and their significance.
Anim. Behav. 12: 235-244
- Spooner, J.D. (1968) Pair-forming acoustic systems of phaneropterine katydids (Orthoptera, Tettigoniidae).
Anim. Behav. 16: 197-212
- Spurr, A. (1969) A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy.
J. Ultrastruct. Res. 26: 31-43
- Stewart, W.W. (1978) Functional connections between cells as revealed by dye coupling with a highly fluorescent naphthalimide tracer.
Cell 14: 741-759
- Stewart, W.W. (1981) Lucifer dyes for biological tracing.
Nature 292: 17-21

- Strausfeld, N.J. (1979) The representation of a receptor map within a retinotopic neuropile of the fly.
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 167-179
- Suga, N. (1963) Ultrasonic production and its reception in some neotropical Tettigoniidae.
J. Insect Physiol. 12: 1039-1050
- Suga, N., Katsuki, Y. (1961) Central mechanisms of hearing in insects.
J. Exp. Biol. 38: 545-558
- Suga, N., Jen, P.H. (1976) Disproportionate tonotopic representation for processing cf-fm sonar signals in the mustache bat auditory cortex.
Science 194: 542-544
- Thorson, J., Weber, T., Huber, F. (1982) Auditory behavior of the cricket. II. Simplicity of calling-song recognition in Gryllus, and anomalous phonotaxis at abnormal carrier frequencies.
J. Comp. Physiol. 146: 361-378
- Weber, T., Thorson, J., Huber, F. (1981) Auditory behavior of the cricket. I. Dynamics of compensated walking and discrimination paradigms on the Kramer treadmill.
J. Comp. Physiol. 141: 215-232
- Weber, T., Atkins, G., Stout, J.F., Huber, F. (1987) Female Acheta domestica track acoustical and visual targets with different walking modes.
Physiol. Entomol. 12: 141-147
- Weih, A.S. (1951) Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und über das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecken.
Z. Tierpsychol. 8: 1-41
- Wilson, J.A., Phillips, C.E., Adams, M.E., Huber, F. (1982) Structural comparison of a homologous neuron in gryllid and acridid insects.
J. Neurobiol. 5: 459-467
- Wohlers, D.W., Huber, F. (1978) Intracellular recording and staining of cricket auditory interneurons (Gryllus campestris, Gryllus bimaculatus).
J. Comp. Physiol. 127: 11-28
- Wohlers, D.W., Huber, F. (1982) Processing of sound signals by six types of neurons in the prothoracic ganglion of the cricket Gryllus bimaculatus.
J. Comp. Physiol. 146: 161-173
- Zhantiev, R.D., Korsunovskaya, O.S. (1978) Morpho-functional organization of tympanal organs (Orthoptera: Tettigoniidae).
Zool. Zh. 57: 1012-1016

Danksagung

Prof. Dr. J. Schwartzkopff danke ich für die Betreuung dieser Arbeit und für seine uneingeschränkte Unterstützung in allen Phasen ihrer Entstehung.

Dr. J. Rheinlaender danke ich für Anregungen und wissenschaftlichen Rat.

Für ihre Diskussionsbereitschaft danke ich insbesondere Dr. H. Römer, Dr. V. Marquart und Dipl. Biol. U. Zimmermann. Dr. J.C. Hartley (Universität Nottingham, U. K.) danke ich dafür, daß er mir Versuchstiere aus seiner Zucht zur Verfügung stellte.

Für technische Hilfe danke ich Frau D. Büngers, Frau M. Klenz, Frau I. Klotz und Th. Koch.

Diese Arbeit wurde unterstützt durch ein Promotionsstipendium des Landes Nordrhein-Westfalen. Sie entstand im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 114 "Biologische Nachrichtenaufnahme und -verarbeitung" der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Prof. Dr. F. Huber danke ich dafür, daß er mir während meiner Tätigkeit in seiner Abteilung am MPIV in Seewiesen den nötigen Freiraum für den Abschluß dieser Arbeit ließ.

Tabellarischer Lebenslauf

Martin Hardt

verheiratet, zwei Kinder

05.07.1954	Geburt in Recklinghausen / NW
1961 bis 1965	Besuch der Evangelischen Volksschule an der Ortlohstraße in Recklinghausen
1965 bis 1973	Besuch des Gymnasium Petrinum in Recklinghausen Abschluß: Abitur
1973 bis 1975	Dienst bei der Bundeswehr
1975 bis 1983	Studium der Biologie und Philosophie an der Ruhr-Universität Bochum Abschluß: Erstes Staatsexamen (S. II)
Seit 1984	Promotionsstudium an der Ruhr-Universität Bochum
Frühjahr 1987	Promotionsstipendium des Landes Nordrhein-Westfalen
Seit Juni 1987	Forschungsstipendium an der Abteilung Huber des Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie in Seewiesen

